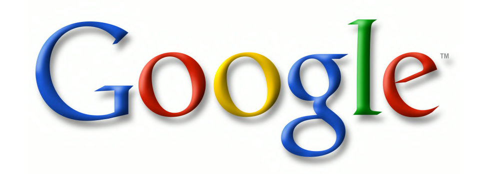


This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

Usage guidelines

Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

We also ask that you:

+ *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.

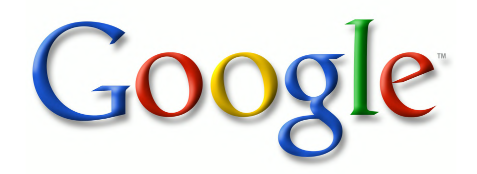
+ *Refrain from automated querying* Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.

+ *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.

+ *Keep it legal* Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

About Google Book Search

Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at http://books.google.com/



Über dieses Buch

Dies ist ein digitales Exemplar eines Buches, das seit Generationen in den Regalen der Bibliotheken aufbewahrt wurde, bevor es von Google im Rahmen eines Projekts, mit dem die Bücher dieser Welt online verfügbar gemacht werden sollen, sorgfältig gescannt wurde.

Das Buch hat das Urheberrecht überdauert und kann nun öffentlich zugänglich gemacht werden. Ein öffentlich zugängliches Buch ist ein Buch, das niemals Urheberrechten unterlag oder bei dem die Schutzfrist des Urheberrechts abgelaufen ist. Ob ein Buch öffentlich zugänglich ist, kann von Land zu Land unterschiedlich sein. Öffentlich zugängliche Bücher sind unser Tor zur Vergangenheit und stellen ein geschichtliches, kulturelles und wissenschaftliches Vermögen dar, das häufig nur schwierig zu entdecken ist.

Gebrauchsspuren, Anmerkungen und andere Randbemerkungen, die im Originalband enthalten sind, finden sich auch in dieser Datei – eine Erinnerung an die lange Reise, die das Buch vom Verleger zu einer Bibliothek und weiter zu Ihnen hinter sich gebracht hat.

Nutzungsrichtlinien

Google ist stolz, mit Bibliotheken in partnerschaftlicher Zusammenarbeit öffentlich zugängliches Material zu digitalisieren und einer breiten Masse zugänglich zu machen. Öffentlich zugängliche Bücher gehören der Öffentlichkeit, und wir sind nur ihre Hüter. Nichtsdestotrotz ist diese Arbeit kostspielig. Um diese Ressource weiterhin zur Verfügung stellen zu können, haben wir Schritte unternommen, um den Missbrauch durch kommerzielle Parteien zu verhindern. Dazu gehören technische Einschränkungen für automatisierte Abfragen.

Wir bitten Sie um Einhaltung folgender Richtlinien:

+ *Nutzung der Dateien zu nichtkommerziellen Zwecken* Wir haben Google Buchsuche für Endanwender konzipiert und möchten, dass Sie diese Dateien nur für persönliche, nichtkommerzielle Zwecke verwenden.
+ *Keine automatisierten Abfragen* Senden Sie keine automatisierten Abfragen irgendwelcher Art an das Google-System. Wenn Sie Recherchen über maschinelle Übersetzung, optische Zeichenerkennung oder andere Bereiche durchführen, in denen der Zugang zu Text in großen Mengen nützlich ist, wenden Sie sich bitte an uns. Wir fördern die Nutzung des öffentlich zugänglichen Materials für diese Zwecke und können Ihnen unter Umständen helfen.
+ *Beibehaltung von Google-Markenelementen* Das "Wasserzeichen" von Google, das Sie in jeder Datei finden, ist wichtig zur Information über dieses Projekt und hilft den Anwendern weiteres Material über Google Buchsuche zu finden. Bitte entfernen Sie das Wasserzeichen nicht.
+ *Bewegen Sie sich innerhalb der Legalität* Unabhängig von Ihrem Verwendungszweck müssen Sie sich Ihrer Verantwortung bewusst sein, sicherzustellen, dass Ihre Nutzung legal ist. Gehen Sie nicht davon aus, dass ein Buch, das nach unserem Dafürhalten für Nutzer in den USA öffentlich zugänglich ist, auch für Nutzer in anderen Ländern öffentlich zugänglich ist. Ob ein Buch noch dem Urheberrecht unterliegt, ist von Land zu Land verschieden. Wir können keine Beratung leisten, ob eine bestimmte Nutzung eines bestimmten Buches gesetzlich zulässig ist. Gehen Sie nicht davon aus, dass das Erscheinen eines Buchs in Google Buchsuche bedeutet, dass es in jeder Form und überall auf der Welt verwendet werden kann. Eine Urheberrechtsverletzung kann schwerwiegende Folgen haben.

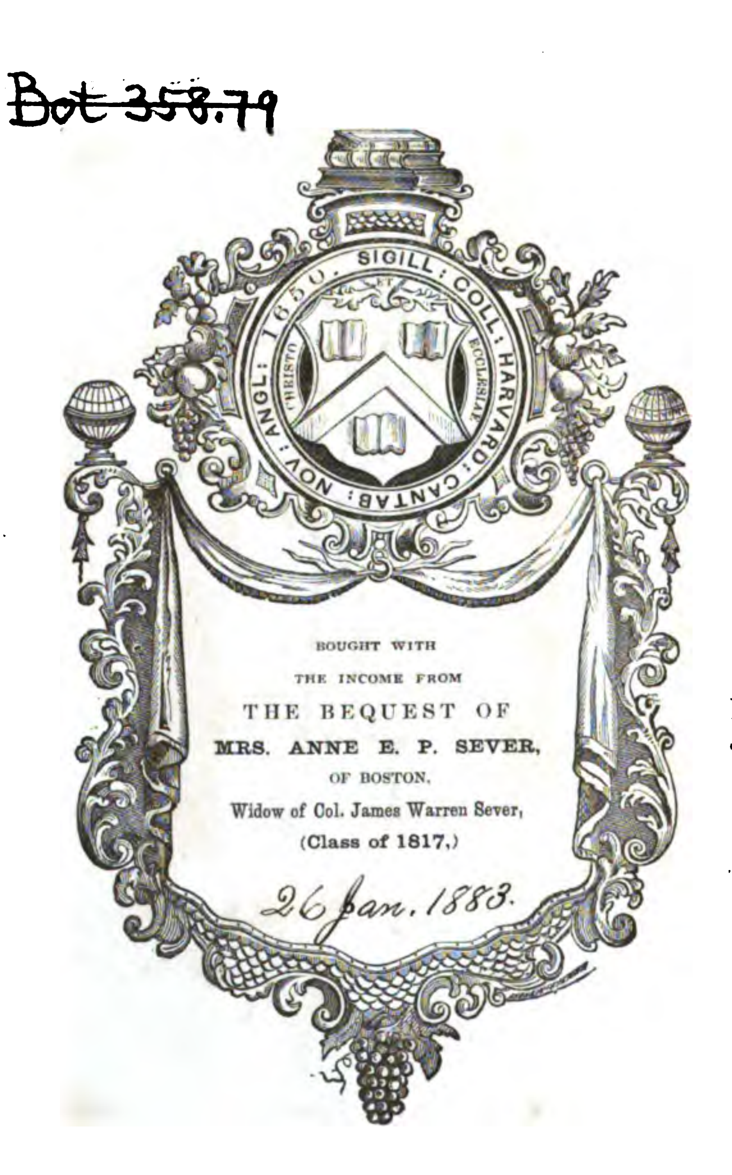
Über Google Buchsuche

Das Ziel von Google besteht darin, die weltweiten Informationen zu organisieren und allgemein nutzbar und zugänglich zu machen. Google Buchsuche hilft Lesern dabei, die Bücher dieser Welt zu entdecken, und unterstützt Autoren und Verleger dabei, neue Zielgruppen zu erreichen. Den gesamten Buchtext können Sie im Internet unter `http://books.google.com` durchsuchen.

DEUERLICH'sche
BUCHHANDLUNG
in Göttingen.

VS 1650.79 (1)

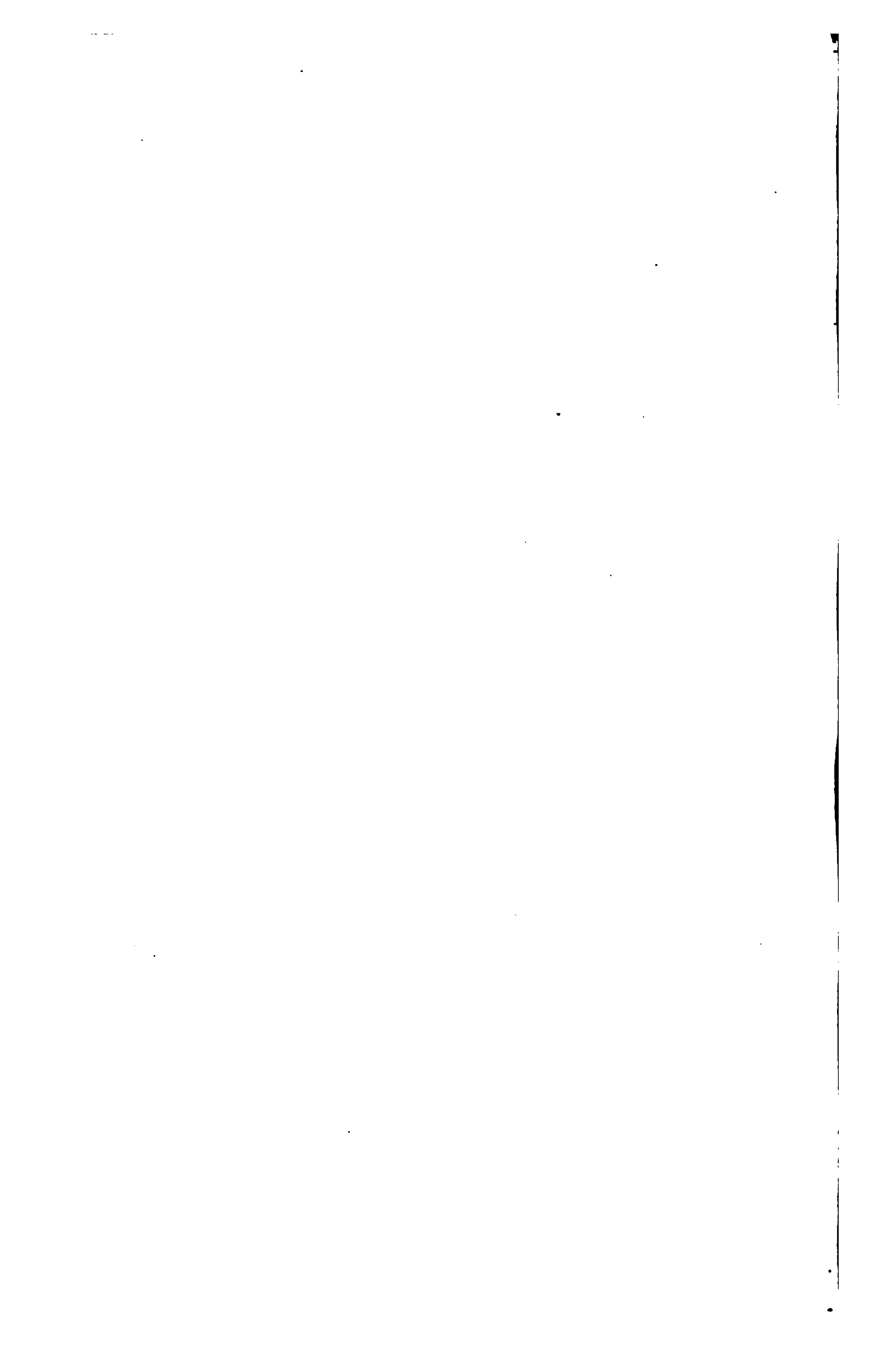
Bot 358.79

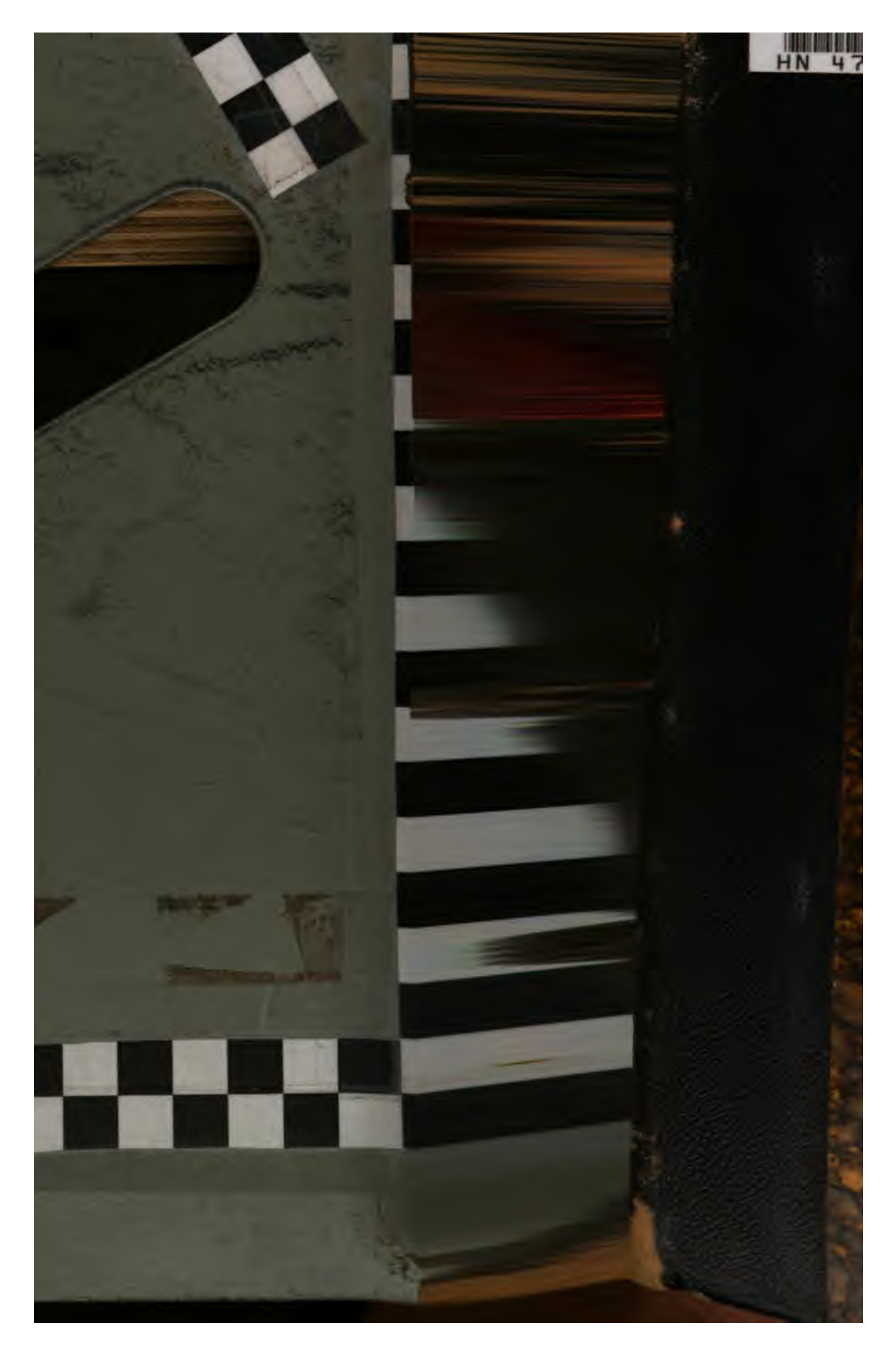


DEPOSITED
IN THE
BIOLOGICAL LABORATORY




Gen. Bot.




HN 47

ENCYKLOPÆDIE

DER

NATURWISSENSCHAFTEN

HERAUSGEGEBEN

VON

PROF. DR. G. JÄGER, PROF. DR. A. KENNGOTT,
PROF. DR. LADENBURG, PROF. DR. VON OPPOLZER,
PROF. DR. SCHENK, GEH. RATH PROF. DR. SCHLÖMILCH,
PROF. DR. G. C. VON WITTSTEIN, PROF. DR. VON ZECH.

I. ABTHEILUNG.

I. THEIL:

HANDBUCH DER BOTANIK

HERAUSGEGEBEN

VON

PROFESSOR DR. A. SCHENK.

BRESLAU,
VERLAG VON EDUARD TREWENDT.
1879.

HANDBUCH

DER

BOTANIK

HERAUSGEGEBEN

VON

PROFESSOR DR. A. SCHENK

UNTER MITWIRKUNG

VON

PROF. DR. FERD. COHN ZU BRESLAU, DR. DETMER ZU JENA,
DR. O. DRUDE ZU GÖTTINGEN, PROF. DR. FRANK ZU LEIPZIG,
PROF. DR. KIENITZ-GERLOFF ZU WEILBURG, PROF. DR. KRAUS ZU HALLE,
OBERLEHRER DR. MÜLLER ZU LIPPSTADT, PROF. DR. SADEBECK ZU HAMBURG
UND ANDEREN.

MIT ZAHLREICHEN HOLZSCHNITTEN.

ERSTER BAND.

BRESLAU,
VERLAG VON EDUARD TREWENDT.
1879.

F. 935
Bot 358.79
V S 7650.79 (1)
JAN 26 1883

Das Recht der Uebersetzung bleibt vorbehalten.

VORWORT.

Dass in unserer Zeit das Interesse an den Erscheinungen des Thier- und Pflanzenlebens, der Wunsch, in dieselben einzudringen, überwiegt, dass das Streben nach naturwissenschaftlichen Kenntnissen überhaupt alle Schichten der Gesellschaft in höherem oder geringerem Grade durchdringt, äussert sich nicht allein in dem Erfolge, welchen eine Reihe populärer naturwissenschaftlicher Werke und Zeitschriften zu verzeichnen haben, als auch darin, dass naturwissenschaftliche öffentliche Vorträge aller Art, überall Anklang finden.

Die Fortschritte, welche die Botanik in den letzten Jahrzehnten erfahren hat, haben nicht allein ihre wissenschaftliche, sondern auch ihre Bedeutung für die Praxis wesentlich gesteigert. In demselben Maasse, in welchem die Kenntniss des Baues und der Entwicklung des Pflanzenkörpers, die Kenntniss seiner Lebenserscheinungen und der Bedingungen, von welchen sie abhängig sind, fortschritt, ist das Interesse derjenigen Berufskreise, deren Thätigkeit in näherer oder entfernterer Beziehung zu den Pflanzen steht, gestiegen, es haben diese Theile der Botanik aber auch ein allgemeineres Interesse gewonnen.

Die »Encyklopädie der Naturwissenschaften« hat sich die Verbreitung und Förderung naturwissenschaftlichen Wissens in ihrem ganzen Umfange zur Aufgabe gestellt. Für den botanischen Theil glaubte ich dieses Ziel am sichersten durch eine Anzahl getrennter kleinerer oder grösserer Abhandlungen, welche ein entsprechend umgrenztes Gebiet der Wissenschaft umfassen, und so behandelt werden sollen, dass ihr Verständniss allen mit allgemeiner Bildung Ausgerüsteten möglich ist, aber auch Fachmänner und diejenigen, welche überhaupt für Botanik ein näheres Interesse haben, Jene,

deren Thätigkeit sich auf die Pflanze bezieht, aus diesem Theile der Encyklopädie Nutzen ziehen können. Ich hoffe daher, dass das Buch sowol Botanikern von Fach, als auch Lehrern der Naturwissenschaften, Land- und Forstwirthen etc. Nutzen bringen wird.

Die Reihenfolge der Abhandlungen wird, wie leicht zu ermessen ist, sich nicht genau dem Gange eines Lehrbuches anschliessen können, doch wird die Redaction bestrebt sein, dass jede Lieferung ein möglichst in sich abgeschlossenes Ganzes bildet, die Abhandlungen selbst aber so weit als möglich selbstständige Untersuchungen bringen sollen.

Leipzig, im December 1878.

Die Redaction
Schenk.

Inhaltsverzeichniss.

I. Die Wechselbeziehungen zwischen den Blumen und den ihre Kreuzung vermittelnden Insekten

von Dr. Herm. Müller.

II. Die insektenfressenden Pflanzen

von Dr. O. Drude.

III. Die Gefässkryptogamen

von Professor Dr. Sadebeck.

IV. Die Pflanzenkrankheiten

von Professor Dr. B. Frank.

V. Die Morphologie der Phanerogamen

von Professor Dr. O. DRUDE.

Die Wechselbeziehungen zwischen den Blumen und den ihre Kreuzung vermittelnden Insekten.

Von

Dr. Hermann Müller,

Oberlehrer an der Realschule erster Ordnung zu Lippstadt.

Einleitung.

Wie die Thier- und Pflanzenkunde überhaupt, denen ja bis heute der sich selbst widersprechende Name der »beschreibenden Naturwissenschaften« anklebt, ja sogar noch mehr als die meisten ihrer übrigen Zweige, bestanden bis vor wenigen Jahren auch die Blumen- und Insekten-Kunde der Hauptsache nach in Beschreibungen und systematischen Zusammenstellungen gegebener Formen. Zwar hatten ein RÉAUMUR, ein ROESEL bereits im vorigen Jahrhunderte mit liebevollster Hingabe sich in die unerschöpflich mannigfaltigen Lebenserscheinungen vertieft, welche die Insektenwelt darbietet, zwar hatte, noch vor Schluss des vorigen Jahrhunderts CHRIST. CONR. SPRENGEL [11] *) mit glücklichstem Erfolge die Wechselbeziehungen zwischen den Blumen und den sie besuchenden Insekten zum Gegenstande seiner Beobachtungen und seines Nachdenkens gemacht. Aber bei den Nachfolgern LINNÉ's, die vielleicht nicht mit Unrecht eine möglichst sichere Orientirung in dem erdrückenden Formenreichthum als vorläufig wichtigstes Ziel ihrer Fachwissenschaften ins Auge fassten, traten biologische Forschungen mehr und mehr in den Hintergrund, und von den zahllosen Männern der verschiedensten Berufsklassen, welche Insekten und Blumen ihre ganze Liebhaberei zuwandten, ihre gesammte verfügbare Zeit widmeten, waren es immer nur vereinzelte Ausnahmen, denen nicht das Zusammenbringen oder Beschreiben einer möglichst grossen Zahl verschiedener Arten als unverrückbares Ziel ihres rastlosen Strebens vorgeschwebt hätte. Der Inhalt unserer entomologischen Zeitschriften und unserer zahlreichen Floren bis in die letzten Decennien, ja bis in die letzten Jahre hinein gibt davon hinreichend Zeugniss. Auch die Schulen haben sich dieser herrschenden Strömung nicht entziehen können, und wo überhaupt Zoologie und Botanik als Unterrichtsgegenstände in denselben Eingang gefunden haben, da ist es mit nur wenigen Ausnahmen ebenfalls Beschreibung und systematische Anordnung gegebener Formen gewesen, denen man die überwiegende Zeit zugewendet, denen man also auch für die geistige Ausbildung der Knaben eine hervorragende Wichtigkeit beigelegt hat.

Seit fast zwei Decennien ist nun durch das DARWIN'sche Werk über die Entstehung der Arten [2] der Bann gebrochen, welcher bei Betrachtung der Erscheinungen der lebenden Natur die Geister gefangen hielt, gebrochen durch den

*) Die in [ ] eingeschlossenen Ziffern verweisen auf die am Schlusse der Abhandlung zusammengestellten Bemerkungen.

Nachweis der Möglichkeit, auch auf diesem Gebiete den die Erscheinungen bedingenden ursächlichen Zusammenhang zu erkennen. In der gesammten Naturforschung hat seitdem ein neues reges Leben begonnen; verschiedene Gebiete biologischer Forschung sind von DARWIN selbst durch bahnbrechende Arbeiten eröffnet worden; zuerst und vor allen hat derselbe schon im Jahre 1862 durch sein Werk über Orchideen [18] die längst vergessenen SPRENGEL'schen Forschungen zu neuem Leben erweckt und in dem Vortheil der Kreuzung getrennter Stöcke den Schlüssel zur Lösung der Räthsel der Blumenwelt nachgewiesen, welchen aufzufinden SPRENGEL noch nicht gelungen war.

Eine stetig wachsende Zahl von Botanikern hat sich seitdem an der Bearbeitung dieses höchst anziehenden und dankbaren neuen Forschungsgebietes betheiligt und in wenigen Jahren eine Fülle neuer Beobachtungen und glücklicher Erklärungen zu Tage gefördert, welche, in den mannigfaltigsten Schriften zerstreut, schon kaum mehr von dem Einzelnen überblickt werden konnten. Ich selbst habe deshalb vor einigen Jahren diese zerstreuten Ergebnisse der neuen Forschungsrichtung zu sammeln und durch weitere Thatsachen und Schlussfolgerungen zu vervollständigen gesucht; aber in meinem betreffenden Werke [23] konnte ich, der Natur seiner Aufgabe entsprechend, den auf dem Gebiete der Blumenforschung gewonnenen allgemeinen Ergebnissen nur den kleinsten Theil des Raumes (Abschnitt IV. S. 417—448) widmen, da es mir in erster Linie darauf ankam, die thatsächlichen Grundlagen der heutigen Blumen-Theorie festzustellen. Das Bedürfniss weiterer Kreise von Gebildeten, welche den berechtigten Wunsch hegen, den Reingewinn der Naturforschung an Einsicht in das Naturganze mitzugeniessen und dasjenige naturwissenschaftlicher Lehrer, welche die Begründung einer vernünftigen Weltanschauung in den Köpfen ihrer Schüler als erstes Unterrichtsziel verfolgen, sind daher in dem erwähnten Werke nur in untergeordneter Weise berücksichtigt worden. Gerade diesen Bedürfnissen habe ich nun in der vorliegenden Arbeit, soweit es in meinen Kräften steht, zu genügen gesucht, und zwar in folgender Weise:

Die drei ersten Kapitel enthalten dasjenige, was ich als Grundlage auch für diejenigen ausreichend halte, welche keine botanischen Vorkenntnisse besitzen. In den folgenden Kapiteln ist sodann, auf der Grundlage dieser einfachen Vorbereitung, versucht worden, die hauptsächlichsten Anpassungstufen, welche sich in der Blumenwelt in Bezug auf die als Kreuzungsvermittler dienenden Insekten erkennen lassen, als unter gewissen Bedingungen unausbleibliche Ergebnisse natürlicher Vorgänge zu erklären, und im Schlusskapitel die Selectionstheorie ebenso auch auf gewisse geistige und körperliche Eigenthümlichkeiten der blumenbesuchenden Insekten angewendet. Da die den allgemeinen Aufstellungen zu Grunde liegenden Thatsachen grösstentheils der Beobachtung, die auf dieselben gegründeten Schlüsse ohne Ausnahme der Beurtheilung eines Jeden unmittelbar zugänglich sind, so hoffe ich durch diese Behandlungsweise des Gegenstandes sowol meinen Collegen, den naturwissenschaftlichen Lehrern, eine erwünschte Beihülfe geliefert zu haben, um ihren Unterricht, soweit er Blumen und blumenbesuchende Insekten betrifft, in anregender Weise ertheilen zu können, als auch den oben bezeichneten weiteren Kreisen eine Veranlassung zu sinnigerer und genussreicherer Betrachtung der im Sommer in freier Natur ihren Blicken alltäglich sich darbietenden Erscheinungen. Eben so habe ich im Interesse dieser beiden von mir gewünschten Leserkreise zu handeln geglaubt, indem ich die Bedeutung der in den Wechselbeziehungen zwischen Blumen und Insekten sich

uns darstellenden Erscheinungen für unsere gesammte Weltauffassung im Schlusskapitel ausdrücklich hervorgehoben habe.

Auch Naturforscher von Fach, welche mit dem gegenwärtigen Stande der Kenntnisse auf dem betrachteten Gebiete völlig vertraut sind, werden in der vorliegenden Arbeit manches Neue finden; namentlich sind zahlreiche mir brieflich mitgetheilte Beobachtungen und Erklärungen meines Bruders Fritz Müller, welche die brasilianische Blumen- und Insektenwelt betreffen, hier zum ersten Male veröffentlicht worden.

Kapitel 1.

Die gewöhnlichen Bestandtheile einer Blume und ihre Lebensverrichtungen.

Um uns über die Theile, aus welchen eine Blume gewöhnlich zusammengesetzt ist und die Bedeutung, welche dieselben für das Leben der Pflanze haben, vorläufig im Allgemeinen zu orientiren, nehmen wir von einer der gelbblumigen Hahnenfussarten, die sich auf Wiesen und Grasplätzen den ganzen Sommer hindurch häufig finden (z. B. *Ranunculus acris)*, Blüthen zur Hand und fassen die einzelnen Theile derselben in der Reihenfolge von aussen nach innen näher ins Auge.

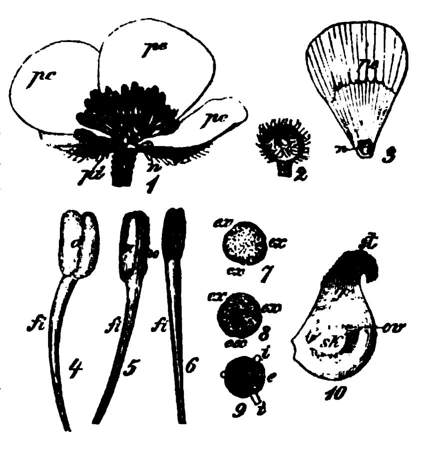


Fig. 1. Die gewöhnlichen Bestandtheile einer Blume *(Ranunculus acris).*

1 Blüthe nach Hinwegreissung der dem Beobachter zugekehrten Theile, welche das Innere verdecken würden (2 : 1). 2 Knospe (2 : 1). 3 Einzelnes Blumenblatt 2 : 1). 4—6 Staubgefässe von aussen gesehen (6 : 1), (4 mit noch geschlossenem Staubbeutel, 5 mit zur Hälfte völlig geöffnetem, zur Hälfte eben aufspringendem, 6 mit völlig entleertem Staubbeutel). 7—9 Pollenkörner (etwa 180 : 1), 7 von aussen gesehen, 8 im optischen Durchschnitte, 9 desgl. mit hervortretenden Schläuchen. 10 Stempel (12 : 1).

In allen Figuren bedeutet a Staubbeutel *(anthera)*, e Aussenhaut des Pollenkorns *(exine)*, ex Austrittsstelle der Innenhaut des Pollenkorns, fi Staubfaden *(filamentum)*, gr Griffel *(stylus)*, i Innenhaut des Pollenkorns *(intine)*, n Saftdrüse oder Honigdrüse *(nectarium)*, ov Fruchtknoten *(ovarium)*, pe Blumenblatt *(petalum)*, pi Stempel *(pistillum)*, po Blüthenstaub *(pollen)*, se Kelchblatt *(sepalum)*, sk Samenknospe *(ovulum)*, st Narbe *(stigma)*, sta Staubgefässe oder Staubblätter *(stamina.)*

Wir finden dann zu äusserst einen Kreis von 5 kleineren, derberen, behaarten Blättern von grünlicher Farbe und eiförmig hohler Gestalt, welche während der Knospenzeit die inneren zarten Theile gegen Feuchtigkeit und Kälte schützend umhüllen. Da sie bei anderen Blumen nicht selten zu einem einzigen becher- oder kelchförmigen Gebilde zusammengewachsen sind, hat man sie in ihrer Gesammtheit Kelch, einzeln Kelchblätter benannt.

Innerhalb derselben und mit ihnen abwechselnd stehen, ebenfalls im Kreise, 5 weit grössere, zartere Blätter von lebhaft gelber Farbe, die sich während der Blüthezeit weit auseinanderbreiten und den bei weitem am meisten in die Augen fallenden Theil der Blume bilden. Auch den Insekten, welche ihrer

Nahrung wegen in der Luft umherfliegen, fallen sie leicht von weitem in die Augen und veranlassen manche derselben, auf die Blumen zu fliegen, um da nach Blüthenstaub oder Honig sich umzusehen. Wie wir später sehen werden, sind es gerade die von Blume zu Blume fliegenden Insekten, welche die erfolgreichste Befruchtung dieser und mancher anderen Pflanze zu Stande bringen. Anlockung von Insekten und vermittelst derselben erfolgreiche Befruchtung ist also der Lebensdienst, welchen dieser Kreis grosser, lebhaft gefärbter Blätter der Pflanze leistet. Da sie den hervorstechendsten Schmuck der Blume bilden, hat man sie in ihrer Gesammtheit Blumenkrone, einzeln Blumenblätter getauft.

Innerhalb der Blumenblätter folgen dann, ebenfalls im Kreise stehend, beim Hahnenfuss zahlreiche, bei anderen Pflanzen gewöhnlich einige wenige längliche Gebilde, welche den zur Befruchtung nothwendigen Blüthenstaub oder Pollen enthalten und daher Staubgefässe genannt werden. Sie sehen hier ganz und gar nicht aus wie Blätter, aber bei der weissen Seerose *(Nymphaea alba)*, bei gefüllten Tulpen und in vielen anderen Fällen gehen sie durch kleine Zwischenstufen so allmählich in Blumenblätter über, dass auch sie nur als umgewandelte Blätter betrachtet werden können, weshalb man sie auch wol Staubblätter nennt. An diesen Staubgefässen oder Staubblättern unterscheidet man leicht einen unteren Theil, der hier stabförmig, sonst oft auch fadenförmig gestaltet ist, den Staubfaden, und einen oberen, stärker angeschwollenen, deutlich der Länge nach in zwei Hälften gesonderten Theil, den Staubbeutel. Die Staubfäden fehlen bisweilen ganz; bisweilen dagegen sind sie sehr lang und oft in bestimmter Richtung gebogen. Ueberall, wo sie überhaupt in von Insekten besuchten Blüthen vorhanden sind, bringen sie die Staubbeutel in eine solche Lage, dass die besuchenden Insekten mit dem Blüthenstaub derselben behaftet werden. Die Staubbeutel dagegen erzeugen und beherbergen in sich bis zur Blüthezeit den Blüthenstaub. Jede ihrer Hälften besteht in der Regel aus 2 ringsum geschlossenen Taschen, welche zur Blüthezeit sich öffnen und den aus einzelnen Pollenkörnern bestehenden Blüthenstaub aus sich hervortreten lassen. Die Pollenkörner sind im trockenen Zustande meist von länglicher, im feuchten von kugeliger Gestalt, von einer dicken Aussenhaut umschlossen, die an einigen Stellen Unterbrechungen zeigt. Durch diese tritt während des Befruchtungsvorganges der lebendige eiweissartige Inhalt, das Protoplasma des Pollenkornes, von einer dünnen Innenhaut umkleidet, hervor.

Innerhalb der Staubgefässe endlich, in der Mitte der Blüthe, finden wir ein kugeliches Köpfchen, zusammengesetzt aus zahlreichen, seitlich zusammengedrückten, grünen Körpern, in denen man schon nach ihrer Form nach innen zusammengeklappte und mit den Rändern verwachsene Blätter vermuthen kann. Da dieselben sich zur Frucht entwickeln, so hat man sie Fruchtblätter genannt. Bei manchen Blumen, z. B. bei der Schlüsselblume (fig. 28), zeigen sie eine auffallende äussere Aehnlichkeit mit dem Stempel oder Pistill eines Mörsers, wonach sie auch Stempel oder Pistille genannt werden. Der unterste Theil jedes Stempels oder Fruchtblattes erscheint uns auch hier beim Hahnenfusse verbreitert und verdickt. Oeffnen wir ihn, so finden wir darin eine Samenknospe (ein Ei'chen) oder, falls die Blume schon längere Zeit verblüht ist, ein Samenkorn, weshalb wir diesen Theil als den Fruchtknoten oder das Ovarium bezeichnen. Der oberste Theil des Stempels ist hier, und so in der Regel, mit hervorstehenden Wärzchen, Narbenpapillen, besetzt und mit einer klebrigen Feuchtigkeit bekleidet, durch welche die Pollenkörner festgehalten, aufgequellt

und zum Heraustreten ihres Inhaltes veranlasst werden. Sehr häufig, z. B. bei der Schlüsselblume (1 und 6, fig. 28) sind Fruchtknoten und Narbe durch ein längeres oder kürzeres, einem Stifte oder Griffel vergleichbares Stück von einander getrennt, welchem von dieser Aehnlichkeit der Name Griffel zu Theil geworden ist. Auch hier, beim Hahnenfusse, lässt sich zwischen dem Fruchtknoten und der Narbe noch ein Verbindungsstück, ein Griffel, unterscheiden; derselbe geht aber hier ohne scharfe Grenze nach unten in den Fruchtknoten, nach oben in die Narbe über. Wo auch immer in einer von Insekten besuchten Blüthe ein Griffel sich ausgebildet hat, wird durch denselben die Narbe an eine solche Stelle gerückt, dass sich der Blüthenstaub, welchen die besuchenden Insekten aus vorher besuchten Blüthen mitbringen, zum Theil an dieselbe absetzt. Griffel und Staubfäden entsprechen sich also in ihren Lebensverrichtungen und daher in der Regel auch in ihren Längen.

Eine fünfte Art von Organen, welche einen süssen Saft, Honig oder Nektar, absondern und daher Honigdrüsen oder Nektarien genannt werden, findet sich in verschiedenen Blumen an sehr verschiedenen Stellen und in sehr verschiedener Form; oft fehlt sie auch ganz. Beim Hahnenfuss sind es die kleinen fleischigen Schuppen am Grunde der Blumenblätter, welche als Nektarien dienen. Um über die gewöhnlichen Bestandtheile einer Blume für das Verständniss der nachfolgenden Auseinandersetzungen hinreichend orientirt zu sein, fassen wir noch ein zweites Beispiel, den als Unkraut überall bei uns verbreiteten Winden-Knöterich, *(Polygonum Convolvulus)* ins Auge. Wir finden hier in der Mitte der Blüthe statt zahlreicher zu einem kugeligen Köpfchen zusammengestellter einen einzigen Stempel mit viel schärferer Sonderung des Fruchtknotens, des Griffels und der Narbe. Auf dem dreikantigen Fruchtknoten erhebt sich nämlich, scharf von ihm abgesetzt, als kurzer cylindrischer Körper der Griffel, gekrönt von einer dreilappigen Narbe. Statt zahlreicher, in mehreren concentrischen Reihen geordneter finden wir hier nur 8 Staubgefässe um den centralen Stempel gestellt, die auch in ihrer Bildung erheblich von denen des Hahnenfuss abweichen. Namentlich sehen wir hier die beiden Blüthenstaubbehälter, welche am Ende desselben Staubfadens sitzen, durch ein zwischen ihnen liegendes Stück, das Mittelband oder Connectiv, deutlich von einander getrennt. Ferner ist statt zweier, die weiblichen und männlichen Geschlechtsorgane (Staubgefässe und Stempel) umschliessender Blattkreise, von welchen der äussere, der Kelch, während der Knospenzeit als Schutzhülle, der innere, die Blumenkrone, während der Blüthezeit als Insekten anlockende Fläche dient, hier nur ein einziger vorhanden, der nach einander beiderlei Lebensdienste leistet und daher schlechtweg als Blüthenhülle oder Perigon bezeichnet wird. Endlich sind hier die Wurzeln der Staubfäden mit der Innenwand des Perigons verschmolzen und zu fleischigen Anschwellungen verdickt, welche als Nektarien fungiren.

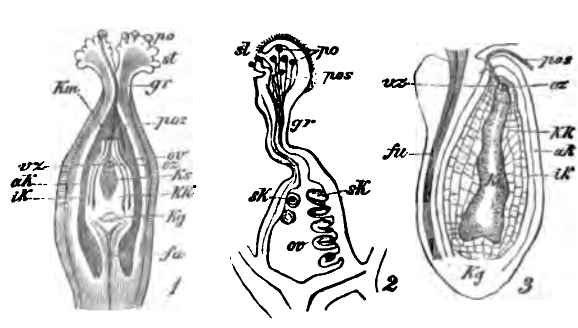
Alle Blüthentheile aber dienen auch hier, wie überhaupt, ummittelbar oder mittelbar der Befruchtung, und die fast unübersehbare Mannigfaltigkeit verschiedener Blumenformen hat sich aus ursprünglich nur dreierlei oder viererlei verschiedenartigen Blüthentheilen dadurch hervorgebildet, dass sich dieselben, verschiedenen Lebensbedingungen entsprechend, eben so verschiedenen Lebensdiensten angepasst haben, welche sämmtlich in engster Beziehung zur Befruchtung stehen. Worin dieselbe besteht, und wie sie bei den Blumen zu Stande kommt, wollen wir jetzt ins Auge fassen.

Kapitel 2.

Der Befruchtungsvorgang.

Die Befruchtung kann erst erfolgen, wenn auf irgend welche Weise, sei es von selbst oder durch Vermittlung des Windes oder lebender Thiere, Blüthenstaub auf die Narbe gelangt ist (Bestäubung). Durch die Narbenfeuchtigkeit werden alsdann die Pollenkörner nicht nur festgehalten, sondern auch zu besonderen Lebensäusserungen veranlasst. Waren sie vorher im trocknen Zustande länglich, so quellen sie nun alsbald zu einer kuglig gerundeten Form an, und aus einer, selten aus mehreren Stellen ihrer Aussenhaut (ex 7 8, fig. 1) tritt ihr lebendiger schleimiger Inhalt, das Protoplasma, von der dünnen Innenhaut umschlossen, in Form eines am Ende geschlossenen Schlauchs (i g, fig. 1) hervor.

Fig. 2. Der Befruchtungsvorgang.



1 Stempel von *Polygonum Convolvulus* im Längsdurchschnitt (grösstentheils nach SCHACHT). 2 Stempel von *Viola tricolor* im Längsdurchschnitt. 3 Samenknospen derselben im Längsdurchschnitt (2 und 3 grösstentheils nach SACHS).

ov Fruchtknoten, gr Griffel, st Narbe, po Pollen, pos Pollenschlauch, fu Knospenstiel *(funiculus)*, kg Knospengrund, kk Knospenkern, ks Keimsack oder Embryosack, vz vermittelnde Zelle oder Gehülfin, ez Eizelle, kh Knospenhülle *(integumentum)*, ikh innere, akh äussere Knospenhülle, km Knospenmund *(micropyle)*.

Die Pollenschläuche dringen zwischen den Narbenpapillen in den Griffel ein und wachsen durch das lockere leitende Gewebe oder in einem Kanale desselben abwärts bis in den Hohlraum des Fruchtknotens, wo ihrer eine (1, fig. 2) oder mehrere Samenknospen (2, fig. 2) harren.

Jede Samenknospe besteht aus einem Knospenkern (kk, fig. 2) und aus einer einfachen oder doppelten Knospenhülle (ikh akh, fig. 2), welche den Knospenkern bis auf eine kleine Eingangsöffnung, den Knospenmund oder die *Micropyle* (km, fig. 2) umschliesst. Der Knospenkern ist ein vielzelliger Körper (kk, fig. 2), in welchem sich eine Zelle von allen übrigen durch ihre Grösse und Entwicklungsfähigkeit hervorthut; in ihr kommt nach erfolgter Befruchtung die Bildung eines neuen Einzelwesens derselben Pflanzenart, eines Keimlings oder Embryo's zu Stande; sie wird daher Keimsack oder Embryosack genannt (ks, fig. 2). Aus dem Protoplasma des Keimsacks sondern sich an seinem dem Knospenmunde zugekehrten Ende 2 schleimerfüllte Bläschen oder Zellen ab, deren eine, die vermittelnde Zelle oder Gehülfin (vz fig. 2), nur eine untergeordnete Rolle bei der Befruchtung spielt, während die andere, die Eizelle (ez fig. 2), befruchtet wird und dann den Ausgangspunkt der Entwicklung des Embryo bildet. Die Befruchtung besteht in der Verschmelzung des lebendigen Inhalts der Eizelle mit dem lebendigen Inhalte eines Pollenkornes, welcher letztere durch den im Griffel hinabwachsenden Pollenschlauch der Eizelle zugeführt wird. Nun wächst aber dieser Zuleitungsschlauch, im Fruchtknoten angelangt, zwar, sobald er an einen Knospenmund kommt, in diesen hinein und

dringt im Knospenkerne bis zum Embryosacke vor; am Scheitel desselben aber trifft er in der Regel nicht auf die Eizelle, da dieselbe nicht unmittelbar am Scheitel, sondern etwas mehr zur Seite gelegen ist, sondern auf die am Scheitel selbst liegende Gehülfin oder vermittelnde Zelle. Der befruchtende Inhalt des Pollenkornes muss also durch den Pollenschlauch erst in die vermittelnde Zelle übergeführt werden, ehe er in die Eizelle selbst gelangen kann. Ist das letztere erfolgt und die Verschmelzung beider lebenden Inhalte vollendet, so beginnt nun das befruchtete Protoplasma der Eizelle ein fortgesetztes Wachsen und Sichtheilen und bildet sich zu einem viellzelligen Körper, dem Keimling oder Embryo aus, welcher, zusammen mit dem sich gleichzeitig ausbildenden Nahrungsvorrathe des Keimlings (Sameneiweiss) und seiner Schutzhülle (Samenschale) das Samenkorn bildet.

1. Fig. 2, zeigt uns die einfachste Form der soeben geschilderten Befruchtungsweise. Denn der Fruchtknoten umschliesst hier eine einzige Samenknospe, deren Achse vom Knospenstiel bis zum Knospenmund geradlinig verläuft und deren Knospenmund den durch den Griffel hinabwachsenden Pollenschläuchen gerade zugekehrt ist (eine geradläufige oder orthotrope Samenknospe). In der Regel gestaltet sich der Bau des Fruchtknotens sehr viel complicirter. So umschliesst derselbe beim Stiefmütterchen, *Viola tricolor*, (2 3, fig. 2) in drei Reihen geordnete zahlreiche Samenknospen (2, fig. 2), welche am Ende ihres Stieles plötzlich umbiegen und der Richtung desselben entgegengesetzt verlaufen (3, fig. 2), so dass der Knospenmund neben den Anfang des Knospenstiels zu liegen kommt (gegenläufige oder anatrope Samenknospen). Ausserdem ist die Narbe hier nicht wie beim Hahnenfuss und Windenknöterich aus Papillen gebildet, die am Griffelende frei hervortreten und mit ihnen in Berührung kommende Pollenkörner zwischen sich festhalten, sondern das Griffelende schwillt kopfförmig an, und als Narbe fungirt die mit klebrigem Schleime ausgekleidete und mit einer Oeffnung nach aussen mündende Höhlung dieses Griffelkopfes. Am Befruchtungsvorgange aber wird dadurch nichts geändert.

Kapitel 3.

Wirkungen der Kreuzung und Selbstbefruchtung. Anwendung der Selectionstheorie zur Erklärung der Blumen.

Für den Erfolg der Bestäubung macht es einen grossen Unterschied, ob die Narbe einer Blüthe mit Pollen desselben oder eines getrennten Pflanzenstockes belegt wird. In manchen Fällen ist der Blüthenstaub einer Pflanze auf ihre eigenen Narben so wirkungslos wie eben soviel unorganischer Staub; oder er treibt zwar Schläuche, die aber nicht bis zu den Samenknospen gelangen; oder diese werden zwar erreicht und befruchtet, bilden sich aber nur zu kümmerlichen, keimungsunfähigen Samenkörnern aus. Alle solche Pflanzen können als selbststeril bezeichnet werden. Bei weitem die meisten Pflanzen sind nun zwar nicht selbststeril, sondern bringen, auch mit eigenem Pollen befruchtet, eine kleinere oder grössere Zahl entwicklungsfähiger Samenkörner hervor, aber in der Regel, wenn nicht vielleicht sogar immer, wirkt die Befruchtung mit fremdem Pollen (Kreuzung) günstiger als die mit eigenem (Selbstbefruchtung).

Man kann sich davon durch folgende Versuche überzeugen:

Von den Blüthen eines und desselben Stockes einer nicht selbststerilen Pflanzenart befruchtet man künstlich einige mit eigenem, andere mit fremdem Pollen, zeichnet beiderlei Blüthen mit Fäden bestimmter Farbe, schützt sie bis zum Verblühen durch ein darüber gestülptes, über einen Holzrahmen gespanntes Gazenetz gegen etwaige störende Einwirkungen der Insekten und sammelt zur Zeit der Reife die aus beiderlei Befruchtungsarten hervorgegangenen Samen besonders ein. Dann zeigt sich bisweilen schon in der grösseren Zahl oder dem gesunderen Aussehen der aus

Kreuzung hervorgegangenen Samenkörner die günstigere Wirkung dieser Befruchtungsart. Aber auch, wenn jetzt ein Unterschied noch durchaus nicht bemerkbar ist, tritt er in der Regel deutlich hervor, wenn man den Versuch folgendermassen fortsetzt: Man säet beiderlei Samen in feuchten Sand, pflanzt, so oft ein aus Kreuzung und ein aus Selbstbefruchtung hervorgegangener Samen gleichzeitig keimen, beide Keimlinge neben einander in denselben Blumentopf, gleichweit vom Rande entfernt, und lässt sie hier, gleicher Belichtung, Befeuchtung und Wärmeeinwirkung ausgesetzt, unter möglichst gleichen Lebensbedingungen im Wettkampfe mit einander heranwachsen. Um auch im Boden jede Ungleichheit der Bedingungen nach Möglichkeit zu beseitigen, glüht man ihn vorher aus und zerstört dadurch die in ihm enthaltenen Keime, dann siebt man ihn vor dem Gebrauch durch ein feines Sieb und macht ihn dadurch möglichst gleichmässig. Stellt man in dieser Weise alle Lebensbedingungen der aus beiderlei Befruchtungsarten hervorgegangenen Pflanzen möglichst vollkommen gleich her, so können Unterschiede, welche bei der Entwicklung derselben hervortreten und bei Wiederholung des Versuchs regelmässig wiederkehren, offenbar nur in ihrem verschiedenen Ursprunge aus Selbstbefruchtung oder aus Kreuzung begründet sein. Würde man sich bei einer diesem Versuche unterworfenen Pflanzenart auf den Vergleich eines einzigen Pflanzenpaares beschränken, so wäre man allerdings in hohem Grade der Gefahr ausgesetzt, eine individuelle Abänderung einer einzelnen Pflanze als eine Folge der bestimmten Befruchtungsart, welche vorausgegangen ist, anzusehen. Wenn man aber jedesmal eine grössere Zahl in der beschriebenen Weise erhaltener und behandelter Pflanzenpaare dem Vergleiche (ihrer Grösse, Fruchtbarkeit u. s. w.) unterwirft und aus den durch diesen Vergleich sich ergebenden beiderlei Zahlenreihen die mittleren Durchschnitte berechnet, so ist damit auch diese Fehlerquelle beseitigt. CHARLES DARWIN [1] war es, der zuerst durch allgemeine Betrachtungen auf die hohe Bedeutung der Kreuzbefruchtung in der gesammten lebenden Welt aufmerksam wurde, und der dann später den eben beschriebenen Weg, die Wirkungen derselben durch den Versuch festzustellen, aussann und an zahlreichen Pflanzen der verschiedensten Familien und Länder eine lange Reihe von Jahren hindurch erprobte. Aus seinen Versuchen ergibt sich als allgemeine Regel, für die jedoch noch einige, näherer Aufklärung durch weitere Versuche bedürftige Ausnahmen bestehen, Folgendes:

Aus Kreuzung mit einem fremden (unter anderen Lebensbedingungen aufgewachsenen) Stocke hervorgehende Nachkommen sind durchschnittlich grösser, kräftiger und fruchtbarer, sie leisten durchschnittlich feindlichen Einflüssen (wie z. B. plötzlichem Temperaturwechsel oder der Mitbewerbung anderer Pflanzen in dicht besetztem Lande) viel wirksameren Widerstand als die aus Selbstbefruchtung hervorgehenden Nachkommen. Nur unter günstigen Bedingungen für sich aufwachsend lassen die letzteren bisweilen kein Zurückbleiben gegen die ersteren erkennen. In strengen Wettkampf mit ihnen versetzt, werden sie regelmässig von ihnen überwunden.

Diese günstige Wirkung der Kreuzung ist indess nicht etwa davon abhängig, dass überhaupt zwei getrennte Pflanzen vereinigt werden, sondern davon, dass dieselben verschiedenen Lebensbedingungen ausgesetzt gewesen sind und daher verschiedene Lebensreize empfangen und verschiedene Lebenskräfte entwickelt haben. Nur in diesem Falle geht aus der Combination beider eine verstärkte Lebensfähigkeit hervor. Wurden daher Pflanzen viele Generationen hindurch immer unter denselben Lebensbedingungen gehalten und immer nur durch Selbstbefruchtung oder durch Kreuzung unter sich fortgepflanzt, so dass sich die ursprünglich vorhandenen individuellen Verschiedenheiten von Generation zu Generation mehr ausglichen, so brachte dann Kreuzung solcher Pflanzen unter sich keine oder kaum günstigere Wirkungen hervor als Selbstbefruchtung. Wurden dagegen solche, andauernd enger Inzucht ausgesetzt gewesene Pflanzen mit einem frischen Stocke gekreuzt, so war die günstige Wirkung der Kreuzung dann in der Regel um so auffallender. — Ob Blüthen mit ihrem eigenen Pollen oder mit Pollen anderer Blüthen desselben Stockes befruchtet werden, macht, wie sich hiernach erwarten lässt und wie die DARWIN'schen Versuche wirklich ergeben haben, nur wenig Unterschied.

Diese Versuche DARWIN'S haben in Bezug auf das Pflanzenreich eine Erfahrung bestätigt und mit wissenschaftlicher Genauigkeit im Einzelnen nachgewiesen, welche in Bezug auf Menschen

und Thiere, weniger genau, aber kaum weniger zweifelhaft, schon lange vorher gemacht worden war. In Bezug auf Menschen lagen seit lange Erfahrungen vor, dass Heirathen zwischen nahen Verwandten, mehrere Generationen hindurch fortgesetzt, schwächliche oder krankhafte Nachkommen ergeben. In Bezug auf Thiere war es den englischen Viehzüchtern eine feststehende Erfahrung, **dass durch andauernde enge Inzucht eine Rasse verschlechtert, durch Vermischung mit einem anderen Stamme dagegen gekräftigt und fruchtbarer gemacht wird.**

Dieser Satz scheint aber nicht bloss für die höheren Pflanzen und Thiere, für welche er durch den Versuch erprobt ist, sondern für die ganze Thier- und Pflanzenwelt zu gelten. Denn durch das ganze Thierreich ist Vertheilung der beiden Geschlechter auf getrennte Einzelwesen fast allgemein; selbst von den verhältnissmässig wenig zahlreichen Zwitterthieren befruchten die meisten in der Regel nicht sich selbst, sondern paaren sich zu jeder geschlechtlichen Fortpflanzung mit einem getrennten Einzelwesen, und kein einziges Zwitterthier ist überhaupt bekannt, dem nicht durch die Lage seiner Geschlechtsproducte wenigstens die Möglichkeit gelegentlicher Kreuzung eröffnet wäre. Im Pflanzenreiche finden sich zwar in unzähligen Fällen männliche und weibliche Geschlechtsorgane in derselben Blüthe vereinigt, und nicht wenige Pflanzen befruchten sich unter ungünstigen Umständen regelmässig selbst und pflanzen sich oft viele Generationen nach einander nur durch Selbstbefruchtung fort. Aber auch durch das ganze Pflanzenreich hindurch ist keine einzige zwitterblüthige Art bekannt, welche ausschliesslich auf Selbstbefruchtung angewiesen wäre; dagegen finden sich die mannigfachsten Einrichtungen, durch welche Kreuzung getrennter Stöcke begünstigt oder selbst unausbleiblich gemacht wird.

Nach den angeführten Thatsachen kann man wohl sagen:

Es lässt sich mit grösster Wahrscheinlichkeit annehmen, dass durch die ganze lebende Natur Kreuzung kräftigere und fruchtbarere Nachkommen liefert als Selbstbefruchtung.

Ist aber diese Annahme richtig, so ist uns damit die Möglichkeit eröffnet, ein reiches Gebiet sonst unverständlicher Thatsachen, namentlich auch die Räthsel der Blumenwelt, als nothwendige Ergebnisse eines natürlichen Entwicklungsganges zu begreifen. Es wird am zweckmässigsten sein, dies vorläufig nur in den allgemeinsten Zügen festzustellen, und erst, indem wir in das Gebiet dieser Räthsel einen näheren Einblick thun, an bestimmten Beispielen im Einzelnen nachweisen.

Grundzüge der Selectionstheorie [2].

Wir kennen keine Thier-, keine Pflanzenart, die nicht eine grössere Zahl von Nachkommen hervorbrächte, als zur Erhaltung der bereits vorhandenen Individuenzahl nöthig wäre. Unausbleiblich muss also von Generation zu Generation entweder eine Steigerung der Individuenzahl in geometrischer Reihe oder eine Vernichtung eines Theiles der Individuen vor voller Entwicklung und Fortpflanzung erfolgen. Eine Steigerung der Individuenzahl in geometrischer Reihe ist bei der Beschränktheit der Erdoberfläche und bei ihrer Besetztheit mit zahllosen anderen Arten immer nur sehr vorübergehend möglich. In der Regel muss also die Beschränktheit des noch freien Raumes, der Nahrung etc. einen Wettkampf der an demselben Orte gleichzeitig lebenden Individuen derselben Art um die Lebensbedingungen hervorrufen, in welchem ein Theil derselben zu Grunde geht. So wenig nun jemals die Kinder desselben Elternpaares oder gar die gleichzeitig neben einander lebenden Individuen derselben Art einander absolut gleich sind, so wenig kann die Wahrscheinlichkeit, zur vollen Entwicklung und zur Fortpflanzung zu gelangen, für dieselben gleich sein. Jede Abänderung, welche einem Einzelwesen unter gegebenen Lebensbedingungen einen Vortheil gewährt, steigert also die Wahrscheinlichkeit seines Erhaltenbleibens und seiner Fortpflanzung, jede nachtheilige Abänderung steigert die Wahrscheinlichkeit seines

frühzeitigen Todes und seines Aussterbens ohne Hinterlassung von Nachkommen. Da von Generation zu Generation dieselbe Verknüpfung von Ursache und Wirkung sich wiederholt und im Ganzen die Eigenschaften der Erzeuger sich auf die Nachkommen vererben, so müssen ihren Lebensbedingungen besser entsprechende Abänderungen, sobald sie einmal entstanden sind, von Generation zu Generation ein grösseres Uebergewicht über ihre Artgenossen erlangen und schliesslich allein übrig bleiben, während ihre unvollkommneren Artgenossen aussterben. Da aber auch jede Eigenthümlichkeit, welche zur Ausfüllung eines noch unbesetzten Platzes im Naturhaushalte führt, im Kampfe um das Dasein ein unbestreitbarer Vortheil ist, fo führt derselbe ursächliche Zusammenhang, welcher eine immer vollkommenere Anpassung der Lebensformen an ihre Lebensbedingungen bewirkt, falls es am Erscheinen neuer Abänderungen nicht fehlt, mit gleicher Nothwendigkeit auch zu einer stetigen Divergenz der Lebensformen.

Dies sind in gedrängtester Kürze die Grundzüge der DARWIN'schen Selectionstheorie, der Theorie des Erhaltenbleibens des Passendsten durch Naturauslese, der Entstehung der Arten durch Naturzüchtung, welche uns in den Stand setzt, auch für die organische Welt eine stetige Verknüpfung von Ursache und Wirkung anzunehmen, auch die zum Theil wunderbar vollkommenen Ausrüstungen der lebenden Wesen als Ergebnisse einer natürlichen Entwicklung aufzufassen.

Wie diese Auffassungsweise allen folgenden Auseinandersetzungen zu Grunde liegt, so gestattet sie auch auf die Vortheile der Kreuzung gegenüber der Selbstbefruchtung eine eben so einfache als umfassende Anwendung. Wenn nämlich die aus Kreuzung hervorgegangenen Nachkommen im Wettkampf um die Daseinsbedingungen mit aus Selbstbefruchtung hervorgegangenen stets den Sieg davon tragen, wie es nach DARWIN's langjährigen Versuchen der Fall zu sein scheint, so müssen und mussten von jeher alle auftretenden Abänderungen, welche die Wahrscheinlichkeit der Kreuzung steigern, durch Naturauslese erhalten bleiben. Nur bei denjenigen Lebewesen, welche, von erfolgreicheren Concurrenten überholt oder sonst ungünstigeren Bedingungen ausgesetzt, der Kreuzung nicht oder nur ausnahmweise theilhaftig werden, können und müssen, sofern sie nicht eben ganz erlöschen, Selbtbefruchtung sichernde und daneben doch die Möglichkeit der Kreuzung offen lassende Befruchtuugseinrichtungen sich ausprägen.

Diese Erkenntniss allein ist der Zauberschlüssel, der uns die Befruchtungseinrichtungen im ganzen Thier- und Pflanzenreiche verständlich macht, der uns namentlich auch die zahllosen Räthsel der Blumenwelt aufschliesst. Versuchen wir es deshalb, uns zunächst über die verschiedenen Arten der Kreuzungsvermittlung in der gesammten lebenden Natur im Allgemeinen zu orientiren, sodann in die Geheimnisse der Blumenwelt etwas mehr im Einzelnen einzudringen, um endlich, soweit es der gegenwärtige Stand unserer Kenntnisse gestattet, die verschiedenen Arten der Kreuzungsvermittlung als naturnothwendige Glieder der fortschreitenden Entwicklung des Lebens unseres Planeten zu überblicken.

Kapitel 4.
Die verschiedenen Arten der Kreuzungsvermittlung.

Die Befruchtung besteht, wie wir im 2. Kapitel gesehen haben, in der Verschmelzung zweier verschiedenen Protoplasmamassen zu einer einzigen, die dadurch befähigt wird, sich zu einem Organismus gleich den elterlichen zu ent-

wickeln. Diejenige lebendige Protoplasmamasse, welche bei der Befruchtung ruhig an ihrer Stelle verharrt, heisst die weibliche oder die Eizelle, diejenige, welche zur Eizelle bewegt wird oder sich bewegt, die männliche oder die Spermazelle. In den von uns betrachteten Beispielen war das männliche Protoplasma, die Spermazelle, von einer festen Haut umschlossen und deshalb unfähig, sich selbst von der Stelle zu bewegen; es musste durch irgend welche äussere Vermittlung in unmittelbare Nähe der Eizelle gebracht werden, wenn Befruchtung erfolgen sollte. Solche starr umschlossene, nur passiver Bewegung fähige männliche Befruchtungskörper nennen wir Pollenkörner. Sie finden sich bei allen denjenigen Pflanzen, bei welchen die Uebertragung der Spermazellen zu den Eizellen anderer Stöcke durch die Luft hindurch erfolgt. In diesem Falle müssen die ersteren von einer festen Haut umschlossen sein, weil ein selbstthätiges Bewegen durch die Luft hindurch einem nackten Eiweisskörper natürlich unmöglich ist, und weil derselbe, um durch äussere Vermittler unbeschädigt auf andere Pflanzenstöcke übertragen werden zu können, einer schützenden Umhüllung bedarf.

Bietet sich dagegen das Wasser als Mittel dar, durch welches die Spermazellen zu den Eizellen getrennter Stöcke gelangen können, so bedarf es keiner äusseren übertragenden Kraft; denn durch das Wasser hindurch kann ein lebendiger Eiweisskörper von ungefähr demselben specifischen Gewicht sich selbst fortbewegen; die Kreuzung ist dadurch von äusseren Zufälligkeiten nur um so unabhängiger, und in der That sehen wir dieselbe in diesem Falle fast immer durch nackte selbstbewegliche Spermazellen vermittelt.

Wenn wir daher die verschiedenen Arten der Kreuzungsvermittlung in der ganzen lebenden Natur überblicken, so treten uns in erster Linie nackte selbstbewegliche Spermazellen, die sich aus eigner Kraft durch ein flüssiges Medium nach den Eizellen hinbewegen, und in eine starre Hülle eingeschlossen, nicht selbstbewegliche Spermazellen, welche durch irgend eine fremde Kraft zu den Eizellen hingetragen werden müssen als wesentlich von einander verschieden entgegen. Im ganzen Thierreiche finden sich, soweit bekannt, ausschliesslich nackte, selbstbewegliche, im Pflanzenreiche theils solche, theils der Uebertragung bedürftige, umhüllte Spermazellen.

Die Pflanzen zerfallen daher nach der Art ihrer Kreuzungsvermittlung in:

I. Nacktblüthler *(Gymnogamae)* [3]. d. h. Pflanzen mit nackten Spermazellen, welche aus eigener Kraft durch das Wasser hindurch zu den Eizellen gelangen.

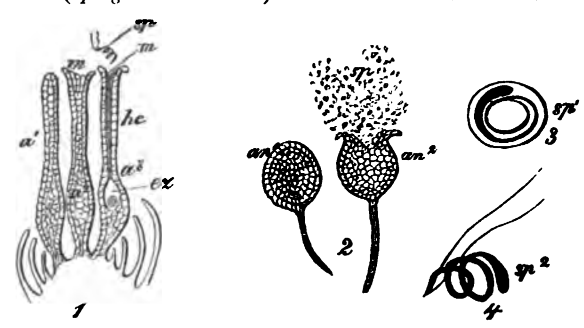
II. Pollenblüthler *(Angiogamae):* Pflanzen, deren Spermazellen in eine Schutzhülle eingeschlossen sind und durch eine fremde Kraft zu den Eizellen getragen werden.

Alle Sporenpflanzen oder Kryptogamen sind Nacktblüthler, alle Samenpflanzen oder Phanerogamen Pollenblüthler.

I. Bei den Nacktblüthlern (*Gymnogamae*) bestehen die weiblichen Blüthen in der Regel aus flaschenförmigen Gebilden, Archegonien (1, fig. 3, a^1 noch geschlossen, a^2 geöffnet, a^3 im Längsdurchschnitt), deren jedes eine Eizelle (ez, 1, fig. 3) umschliesst. Zur Zeit der Reife öffnen sich dieselben, und es bietet sich nun umherschwimmenden Spermazellen durch die Mündung (m, 1, fig. 3) und den Halskanal (hc) des Archegonismus ein freier Zugang bis zur Eizelle (ez, 1, fig. 3) dar. Die männlichen Blüthen bestehen in der Regel aus Spermazellenbehältern, Antheridien, (an, 2, fig. 3), welche zur Zeit der Blüthe

sich ebenfalls öffnen (an^2) und zahlreiche Spermazellen in das Wasser entlassen. (sp 2, fig. 3). Diese, anfangs noch in der Zellhaut eingeschlossen (sp^3, 3, fig. 3) werden alsbald aus derselben frei, schwimmen, mittelst zweier Geisselfäden das Wasser peitschend, (sp^2, 4, fig. 3) in demselben umher, und gelangen so zum Theil zu getrennten Stöcken. Diejenigen von ihnen, welche hier die bereits geöffnete Mündung eines Archegoniums erreichen (sp, 1, fig. 3) schlüpfen durch dieselbe hinein, und durch den Halskanal bis zur Eizelle, mit der sie nun verschmelzen.

Fig. 3. Befruchtungsorgane eines Nacktblüthlers, (*Sphagnum* Torfmoos) zum Theil nach SCHIMPER.



Erklärung im Text.

II. Den Pollenblüthlern (*Angiogamae*) bieten sich als natürliche Uebertrager ihrer Befruchtungskörper bewegtes Wasser, Wind und lebende Thiere dar, so dass sie sich in A. Wasserblüthler (*Hydrophilae*), B. Windblüthler (*Anemophilae*) und C. Thierblüthler (*Zoidiophilae*) unterscheiden lassen. Die ursprünglichsten und einfachsten Samenpflanzen, die Ursamenpflanzen (*Archispermae*), zu welchen von unseren einheimischen Gewächsen nur die Nadelhölzer gehören, sind alle ohne Ausnahme Windblüthler [4]; unter den Nachsamenpflanzen (*Metaspermae*) finden sich neben ganz vereinzelten Wasserblüthlern zahlreiche, über sehr verschiedene Familien vertheilte Windblüthler; ihrer weit überwiegenden Mehrzahl nach aber sind sie Thierblüthler.

A. Wasserblüthler *(Hydrophilae)*.

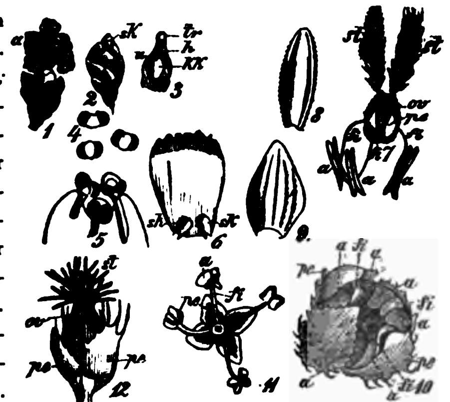
Die Zahl der Pollenblüthler, welchen das Wasser als natürliches Transportmittel der Befruchtungskörper zu den weiblichen Geschlechtsorganen getrennter Stöcke dient, ist äusserst gering. Eines der bekanntesten Beispiele liefert die in Italien auf dem Boden von Kanälen häufige *Vallisneria spiralis* (welche sich z. B. in LEUNIS' Synopsis der Pflanzenkunde S. 2. abgebildet findet). An den weiblichen Stöcken dieser Pflanze rollen sich zur Blüthezeit die in dichten Schraubenlinien gewundenen Blüthenstiele so lange auseinander, bis die weiblichen Blüthen die Oberfläche des Wassers erreicht haben, an welcher diese nun erst sich öffnen. Gleichzeitig lösen sich von den männlichen Stöcken die tief unter dem Wasser sitzenden Blüthen los, steigen an die Oberfläche des Wassers, öffnen sich hier gleichfalls und führen, durch die Strömung des Wassers getrieben, den weiblichen Blüthen ihren Pollen zu. Von einheimischen Pflanzen dürften die *Cerotophyllum*arten vielleicht die einzigen Wasserblüthler sein; ihre Kreuzung erfolgt aber nicht wie bei *Vallisneria* an der Oberfläche des Wasserspiegels, sondern unter demselben.

B. Windblüthler *(Anemophilae)*.

Alle Windblüthler stimmen darin überein, dass sie 1. eine grosse Menge loser, glatter, leicht verstreubarer Pollenkörner erzeugen, die bei leichtem Anstosse als Staubwölkchen in die Luft fliegen und von derselben, wenn sie bewegt ist, leicht weithin fortgeführt werden, 2. dass ihre weiblichen Befruchtungsorgane für Auffangung von der Luft zugeführter Pollenkörner besonders ausgerüstet sind.

Im Uebrigen sind die Windblüthen der Ursamenpflanzen (Archispermen) von denen der Nachsamenpflanzen (Metaspermen) durchgreifend verschieden.

Fig. 4. Windblüthen.



1—6 Archispermische Windblüthen (grösstentheils nach SACHS und STRASBURGER). 1 Männliche Blüthe der Eibe *(Taxus baccata)*; a Anthere. 2 Weibliche Blüthe derselben; sk Samenknospe. 3 Samenknospe vergrössert. kk Knospenkern, h Hohlraum, welcher die Pollenkörner aufnimmt, u Schützende Umhüllung des Knospenkerns, tr Pollensammelnder Tropfen. 4 Pollenkörner der Edeltanne *(Pinus picea)*. 5 Oberster Theil des Knospenkerns derselben mit Pollenkörnern, welche Schläuche in denselben treiben. 6 Eine Zapfenschuppe zur Blüthezeit, mit 2 Samenknospen (sk). 7—9 Metaspermische Windblüthe mit heraushängenden Antheren. 7 Blüthe des Weizens *(Triticum vulgare)* nach Entfernung der beiden umschliessenden Spelzen. 8 Innere Spelze. 9 Aeussere Spelze. (Nach MAOUT und DECAISNE.) 10—12 Losschnellende metaspermische Windblüthe. 10 Männliche Blüthe der kleinen Brennnessel *(Urtica urens)*, vor dem Losschnellen der Staubfäden (10 : 1). 11 Dieselbe nach erfolgter Explosion (4 : 1). 12 Weibliche Blüthe (18 : 1).

1. Archispermische Windblüthler.

Bei den Ursamenpflanzen *(Archispermae)* haben die weiblichen Blüthen in der Regel Zäpfenform, bei den Tannen mit je 2 Samenknospen am Grunde jeder Zapfenschuppe (6, fig. 4), bei der Eibe mit einer einzigen gipfelständigen Samenknospe (2, fig. 4). Fruchtknoten, Griffel und Narbe sind bei diesen auf der tiefsten Entwicklungsstufe der Phanerogamen stehen gebliebenen Pflanzen noch nicht vorhanden. Eine schützende Umhüllung [5] überwächst den Knospenkern so weit, dass zwischen ihm und dem Knospenmund ein erheblicher Hohlraum (h 3, fig. 4) bleibt. Aus dem Knospenmunde tritt nun zur Blüthezeit ein Flüssigkeitstropfen (tr 3, fig. 4) hervor, welcher die durch den Wind zugewehten Pollenkörner auffängt. Indem sich dieser Tropfen sodann, sei es durch Verdunstung, sei es durch Aufsaugung, in den Hohlraum (h) zurückzieht, nimmt er die Pollenkörner mit sich, so dass sie nun unmittelbar auf den Knospenkern zu liegen kommen und direct in diesen ihre Schläuche treiben können (5, fig. 4). Die männlichen Blüthen bestehen in der Regel aus einer Zusammenhäufung zahlreicher Staubgefässe, an welchen die später vorherrschend gewordene zweitheilige Antherenform noch nicht zur Ausprägung gelangt ist (a 1, fig. 4). Die Pollenkörner der Nadelhölzer sind überdies dadurch ausgezeichnet, dass sie durch zwei flügelartige Ausbreitungen der sie tragenden Luft vergrösserte Angriffsflächen darbieten (4, fig. 4).

2. Metaspermische Windblüthler.

Bei den Nachsamenpflanzen *(Metaspermae)* dagegen sind die Samenknospen stets von einem besonderen Behälter, dem Fruchtknoten umschlossen, welcher unmittelbar oder an einer schmaleren Verlängerung, in welche er ausläuft, dem Griffel, mit einer besonderen Vorrichtung zum Festhalten der Pollenkörner, mit einer Narbe, ausgerüstet ist, und bei den Windblüthlern unter ihnen, welchen die Pollenkörner getrennter Stöcke durch die Luft zugeweht werden, sind die sie auffangenden Narben, ihrem Dienste entsprechend, stets aus der

Blüthenhülle hervorstehend und sehr gewöhnlich mit zahlreichen frei in die Luft ragenden Aesten ausgestattet (7. 12, fig. 4). Die Staubgefässe dieser Windblüthler haben die bei den Nachsamenpflanzen überhaupt gewöhnliche zweitheilige Form der Antheren. Diese enthalten glatte, lose Pollenkörner ohne flügelartige Ausbreitung; um dieselben der Vermittlung des Windes überliefern zu können, müssen sie aber natürlich ebenso wie die Antheren der Ursamenpflanzen dem Luftzuge frei ausgesetzt sein, und das ist bei verschiedenen metaspermischen Windblüthlern in ganz verschiedener Weise zur Ausprägung gelangt.

Bei den in unseren stehenden und fliessenden Gewässern häufigen Laichkraut-*(Potamogeton)* arten z. B. erhebt sich nur die Blüthenähre des untergetauchten oder auf dem Wasserspiegel schwimmenden Stengels in die Luft, anfangs aus dem fest geschlossen bleibenden Perigon jeder Blüthe 4 ausgebreitete Narben hervorstreckend, nach dem Welken derselben aber die 4 Perigonblätter jeder Blüthe so weit auseinander rückend, dass der Luftzug frei zwischen ihnen hindurchfegt und den losen Blüthenstaub der dicht um den Fruchtknoten sitzenden Antheren mit sich nimmt und zum Theil jüngeren Blüthenähren zuführt.

Bei Pappeln, Eichen, Haselnüssen u. s. w. hängen die ganzen Blüthenkätzchen an schlaffen Fäden frei in die Luft, beim Sauerampfer die einzelnen Blüthen, bei den Gräsern (7, fig. 4) die einzelnen Antheren; jeder Luftzug schüttelt sie hin und her und führt einen Theil des leicht verstäubenden Pollens mit sich. Hat irgend einer dieser Windblüthler mit reifen Antheren eine Zeit lang unberührt in ruhiger Luft gestanden, so genügt ein leichter Stoss, um ein Blüthenstaubwölkchen aus seinen Blüthen hervortreten zu sehen.

Bei den Brennnesseln werden durch den Blüthenmechanismus selbst die Pollenkörner in die Luft geschleudert und von derselben, wenn sie bewegt ist, noch erhebliche Strecken weiter geführt. Hier sind nämlich die Staubfäden mit den an ihren Enden befindlichen Staubbeuteln, wie gespannte Federn unter die zusammengeneigten Perigonblätter zurückgekrümmt (10, fig. 4) und schnellen, sobald sich diese etwas weiter auseinanderthun und die ausgeübte Hemmung lösen, aus derselben hervor, indem sie sich steif ausstrecken und auseinanderspreizen (11, fig. 4), so dass der als Staubwölkchen in die Luft geschleuderte Blüthenstaub selbst bei ruhiger Luft bis zu benachbarten Stöcken gelangt und zum Theil in den frei hervorragenden, strahlig auseinander stehenden Narbenästen der kleinen weiblichen Blüthen (st, 12, fig. 4) haften bleibt.

C. Thierblüthler *(Zoidiophilae)*.

Bei Wasser- und Windblüthlern können natürlich nur solche Eigenthümlichkeiten der Blüthen die Kreuzung getrennter Stöcke begünstigen, welche unmittelbar das Uebertragenwerden des Pollens auf die Narben durch Wasser oder Wind erleichtern, und da diese natürlichen Uebertragungsmittel sehr einfach und gleichmässig wirken, so bieten auch die Einrichtungen der ihnen angepassten Blüthen nur eine sehr geringe Mannigfaltigkeit dar. Bei den Thierblüthlern dagegen steigert sich die Mannigfaltigkeit der Blütheneinrichtungen in ausserordentlich hohem Grade, nicht nur dadurch, dass die Thiere, welche überhaupt Blüthen aufsuchen, an Grösse, Form und Bewegungsweise im höchsten Grade verschieden sind, so dass die Uebertragung des Pollens auf die Narben getrennter Stöcke bei Anpassung an verschiedene Thiere durch die allerverschiedenartigsten Abänderungen unmittelbar begünstigt werden kann, sondern auch dadurch, dass bei Thierblüthlern mittelbar auch jede solche Eigenthümlichkeit vortheilhaft

werden kann, welche auf die Sinne der Besucher in der Weise einwirkt, dass sie dieselben zu wiederholten Blüthenbesuchen veranlasst. Es treten daher bei den Thierblüthlern zu den unerschöpflich mannigfaltigen Einrichtungen, durch welche der Pollen bestimmten Körperstellen der Besucher angeheftet und von diesen an die Narben anderer Blüthen abgesetzt wird, noch mannigfache auf die Sinne der Kreuzungsvermittler wirkende Eigenthümlichkeiten der Blüthen hinzu.

Nur drei Thierklassen sind, so viel bis jetzt bekannt ist, an der Kreuzungsvermittlung der Pollenblüthler wesentlich betheiligt: Insekten, Vögel und Schnecken, so dass sich die Thierblüthler in Schneckenblüthler (*Malacophilae*,) Insektenblüthler (*Entomophilae*) und Vogelblüthler (*Ornithophilae*) unterscheiden lassen. Nach dem Wenigen, was in Bezug auf Schneckenblüthler bis jetzt durch directe Beobachtungen festgestellt ist, lässt sich wohl kaum mit Sicherheit entscheiden, ob die gefrässigen, träge dahinschleichenden Schnecken durch den Geschmackssinn allein oder zugleich auch durch Farben und Gerüche zum Aufsuchen derjenigen Blüthen, über welche dahingleitend sie Pollenkörner auf Narben verschleppen, veranlasst werden. Von Vögeln und Insekten dagegen steht es unzweifelhaft fest, dass sie sich durch Geschmacks-, Gesichts- und Geruchseindrücke in der Auswahl der Blumen, denen sie ihre Besuche zuwenden, bestimmen lassen. Die ihrer Kreuzungsvermittlung angepassten Pflanzen, die Vogelblüthler und Insektenblüthler, bieten daher nicht nur ebenfalls allgemein ihren Liebesboten irgend ein schmackhaftes Genussmittel dar, sondern wirken ausserdem in der Regel auch noch auf ihren Gesichts- und Geruchssinn. Die Kolibris z. B. werden durch Ausbeute an Honig oder Insekten zu immer erneuten Besuchen ihrer oft prächtig gefärbten und bisweilen wohlriechenden Lieblingsblumen veranlasst. Auch die Insekten pflegen in der Regel nur mit gefärbten Hüllen geschmückte und oft mit besonderen Düften ausgerüstete Blüthen andauernd zu besuchen, und zwar meistentheils, um ihnen Blüthenstaub oder Honig zu entnehmen.

Bei weitem die meisten Vogel- und Insektenblüthler sind daher durch bunte Farben, oder durch Wohlgerüche, oder durch Honig, welchen ihre Blüthen darbieten, augenblicklich als solche zu erkennen. Wie ihren Kreuzungsvermittlern, so machen sie auch uns sich schon aus einiger Entfernung in angenehmster Weise bemerkbar. Auch wir Menschen haben sie als auserwählte Lieblinge in unser Herz geschlossen, sie mit dem Namen Blumen vor den schmucklosen und geruchlosen Windblüthen ausgezeichnet und in unseren Gärten und in den Fenstern unserer Wohnzimmer ihnen die bevorzugtesten Plätze eingeräumt.

Einige wenige Insektenblüthler, welche Aasfliegen oder anderen Fäulnissstoffe liebenden Zweiflüglern angepasst sind, entwickeln allerdings, der Geschmacksrichtung ihrer Kreuzungsvermittler entsprechend, Düfte, welche uns anwidern. Aber diese bilden mit den wenigen Schneckenblüthlern zusammen, gegenüber den zahllosen uns sympathisch berührenden Thierblüthlern, eine so verschwindende Zahl, und überdiess bieten die von den Zweiflüglern bevorzugten Blüthen so allmähliche Abstufungen von uns antipathischen zu uns erträglichen oder selbst angenehmen Düften dar, dass es sich für biologische Betrachtungen wol empfiehlt, mit dem Namen Blumen alle diejenigen Blüthen zu bezeichnen, welche sich der Kreuzungsvermittlung empfindender Wesen angepasst haben, also die Blüthen der sämmtlicher Thierblüthler. Nur in diesem Sinne ist in der vor liegenden Arbeit das Wort Blumen zu verstehen.

1. Schneckenblüthler *(Malacophilae.)*

Um von über sie hingleitenden Schnecken befruchtet werden zu können, müssen die Blüthen einer Pflanze mit nach oben gekehrten Staubgefässen und Narben so dicht gedrängt neben einander stehen, dass diese beiderlei Geschlechtsorgane in eine zum Darüberhinweggleiten geeignete Fläche zu liegen kommen. Wenn dann den Schnecken gewisse Blüthentheile der Pflanze (z. B. dickfleischiges Gewebe des Perigons) so munden, dass sie sich zum Besuch mehrerer Stöcke nach einander veranlasst fühlen, so vermögen sie wol an der schleimigen Fläche ihrer Unterseite haften gebliebene Pollenkörner auf die Narben getrennter Stöcke zu übertragen, und so als Kreuzungsvermittler zu wirken.

Es sind bis jetzt nur erst ein paar ganz vereinzelte ausländische Blumenarten von einem einzigen Beobachter, DELPINO (jetzt Professor in Genua), als Schneckenblüthler gedeutet worden; aber unsere einheimische Blumenwelt bietet wenigstens einige Blumen dar, an deren Befruchtung über sie hingleitende Schnecken in gewissem Grade mit betheiligt zu sein scheinen, und die vollständig geeignet erscheinen, sich von den Eigenthümlichkeiten der Schneckenblüthler aus eigener Anschauung eine klare Vorstellung zu bilden.

Der in Sümpfen durch ganz Deutschland zerstreut vorkommende Drachenwurz *(Calla palustris)* besitzt (ebenso wie die als Topfblume beliebte *Richardia* (*Calla*) *aethiopica*) eine verdickte Blüthenachse, welche mit von Staubgefässen umgebenen Stempeln, also hüllenlosen Blüthen, ringsum ganz dicht und zwar derartig besetzt ist, dass die Narben und die nach oben gekehrten Staubgefässe in einer Fläche liegen und von darüber hingleitenden Schnecken gestreift werden müssen. Da nun überdies in allen Blüthen die Staubgefässe erst lange nach dem Verblühen der Narben sich zur Reife entwickeln, so zwar, dass nur eine Zeit lang die Staubgefässe der untersten mit den Narben der obersten Blüthen desselben Blüthenstandes noch gleichzeitig entwickelt sind, so unterliegt es kaum einem Zweifel, dass Schnecken, welche mehrere Blüthenstände nach einander besuchten, eine Kreuzung getrennter Stöcke bewirken würden. Ich habe die Blüthen hauptsächlich von kleinen Fliegen, E. WARMING in Kopenhagen hat sie jedoch auch von Schnecken besucht gefunden. Man begreift daher leicht, wie unter veränderten Lebensbedingungen, welche den Fliegenbesuch beschränkten und den Schneckenbesuch steigerten, die Pflanze durch Naturauslese zum Schneckenblüthler ausgeprägt werden könnte. (Vgl. *Kosmos*, Jahrgang II. Heft 4. Die Insekten als unbewusste Blumenzüchter.)

Aehnlich verhält es sich mit *Chrysosplenium*, wie ich in meinem Buche über Befruchtung der Blumen durch Insekten S. 93 auseinandergesetzt habe.

2. Vogelblüthler. *(Ornithophilae).*

In Europa sehen wir Vögel nur ausnahmsweise von Blumen angelockt. Sperlinge z. B. beissen gern die Blüthen der gelben *Crocus* ab, Dompfaffen beissen mit ererbter Geschicklichkeit aus Schlüsselblumen gerade denjenigen Querschnitt aus dem untersten Theile der Blüthe heraus, welcher den Honig enthält [39]. Irgend welche Anpassung der Blumen, welche solche gelegentlichen feindlichen Angriffe von Vögeln unschädlich machte oder gar in einen Vortheil für die Pflanze verwandelte, hat sich daher, eben wegen der Seltenheit dieser Angriffe, bei keiner unserer Blumen durch Naturauslese geeigneter Abänderungen ausprägen können.

In der tropischen und subtropischen Zone dagegen nähren sich zahlreiche kleine Vögel, namentlich Kolibris *(Trochilus)* und Honigvögel *(Nectarinia)* fast ausschliesslich von Blumenhonig und von kleinen Insekten, die ihrer Nahrung wegen Blumen besuchen, und nicht wenige Blumen dieser Zonen haben sich diesen Vögeln als Vermittler ihrer Kreuzung angepasst. Viele derselben sind durch grosse Blüthen mit brennenden, besonders häufig scharlachrothen Farben, sackartige Gestalt, wagerechte Stellung und massenhafte Honigabsonderung aus-

gezeichnet; aber nur wenige sind bis jetzt in Bezug auf ihre Anpassungen näher untersucht worden. Ein wunderhübsches Beispiel von Vogelblüthlern beschreibt BELT, der Naturforscher in Nicaragua [6]. Es ist die hier abgebildete *Marcgravia nepenthoides*.

Fig. 5.
Ein Vogelblüthler *(Marcgravia nepenthoides)*.



»Die Blüthen dieser sich hoch in die Luft erhebenden Kletterpflanze sind in einen Kreis geordnet, der, wie ein umgekehrter Kronleuchter, nach unten hängt. Von der Mitte des Blüthenkreises hängt eine Anzahl krugförmiger Gefässe herab, die im Februar und März, wenn die Blüthen sich entfalten, mit einer süsslichen Flüssigkeit gefüllt sind. Diese Flüssigkeit lockt Insekten an, und die Insekten zahlreiche insektenfressende Vögel, darunter viele Arten von Kolibris. Die Blüthen sind, mit ihren abwärts hängenden Staubgefässen, so gestellt, dass die Vögel, um zu den Honigkrügen zu gelangen, sie abstreifen und so den Pollen von einer Pflanze auf die andere übertragen müssen.«

Weit seltener sind grössere Vögel die hauptsächlichsten oder ausschliesslichen Kreuzungsvermittler einer Blume geworden. So werden in Südbrasilien die grossen Blnmen der *Carolinea* mit ihren ungeheuer langen Staubfäden nicht von Kolibris, die dazu viel zu klein wären, sondern von Spechten und anderen grösseren Vögeln befruchtet.

Spechte mögen in denselben neben Honig auch Insekten suchen, doch sicher auch ersteren; denn wenn sie Apfelsinen anpicken, was sie sehr viel thun, so können sie natürlich nur süssen Saft, nicht aber Insekten erwarten [7].

3. Insektenblüthler *(Entomophilae)*.

Alle einheimischen »Blumen« ohne Ausnahme sind Insektenblüthler. Mit diesen allein und den Wechselbeziehungen zwischen ihnen und den Insekten werden wir es in den nun folgenden Kapiteln zu thun haben. Unsere nächste Aufgabe wird es daher sein, uns mit den als Kreuzungsvermittler thätigen Insekten im Allgemeinen vertraut zu machen.

Kapitel 5.

Die als Kreuzungsvermittler thätigen Insekten und ihre Ausrüstung zur Gewinnung von Blumennahrung.

Die verschiedenen Hauptzweige des Insektenstammes sind an dem Besuche und der Kreuzungsvermittlung der Blumen in ausserordentlich verschiedenem Grade betheiligt; eben so bedeutend ist ihre Gradverschiedenheit in Bezug auf die Umbildungen ihrer Organisation, welche sie durch Anpassung an die Gewinnung von Blumennahrung erlitten haben.

Einheimische **Geradflügler**, *Orthoptera* (Schaben, Gryllen, Heuschrecken und Ohrzangen) und **Netzflügler**, *Neuroptera* (Libellen, Florfliegen, Scorpionfliegen u. a.), werden zwar zum Theil gelegentlich einmal auf Blumen, besonders

der Schirmpflanzen, angetroffen; als Kreuzungsvermittler derselben aber kommen sie wenig oder gar nicht in Betracht; auch zeigen sie keinerlei Anpassung an Gewinnung von Blumennahrung.

Mit ausländischen Geradflüglern und Netzflüglern mag es sich zum Theil anders verhalten. In Neuseeland sollen nach DARWIN's Angabe mehrere Heuschreckenarten als Befruchter von *Papilionaceen* beobachtet worden sein. Mein Bruder FRITZ MÜLLER theilt mir brieflich mit, dass in Südbrasilien eine dem *Pseudomops laticornis Perty* sehr ähnliche Schabe, die er mir zugeschickt hat, ein eifriger Blumenbesucher ist. Sie findet sich z. B. häufig auf der im Garten gebauten *Polymnia edulis (Compositae)*, wie es scheint, um Honig zu geniessen.

Von den **Schnabelkerfen**, *Hemiptera*, gehen manche Wanzen, wie z. B. die gemeine flügellose Feuerwanze *(Pyrocoris aptera)* gar nicht selten auf Blumen (z. B. des Löwenzahn, *Taraxacum officinale*), andere (wie z. B. *Anthocoris*) scheinen sogar blumenstet zu sein, d. h. sich ausschliesslich von Blumennahrung zu beköstigen. Aber einerseits spielen sie als Kreuzungsvermittler der Blumen, auf welchen sie bisher beobachtet worden sind, nur eine sehr untergeordnete Rolle, andererseits sind sie durch ihren unabhängig vom Blumenbesuche erlangten Rüssel bereits zur Erlangung selbst etwas tiefer geborgenen Honigs befähigt und haben irgend welche Anpassung an Gewinnung von Blumennahrung durchaus nicht aufzuweisen.

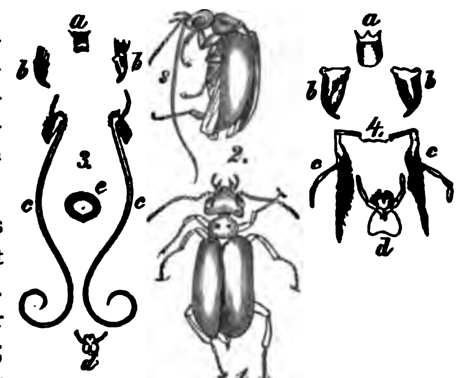
Von den **Käfern**, *Coleoptera*, haben sich von den verschiedensten Familien, welche der mannigfachsten Nahrung nachgehen und theils lebende oder trockene Pflanzentheile, theils lebende oder todte Thiere, theils thierische oder pflanzliche Fäulniss- oder Moderstoffe zu verzehren gewohnt sind, einzelne Arten an theilweise, andere an ausschliessliche Blumennahrung gewöhnt und sind dadurch auch für die Kreuzungsvermittlung der Blumen wenigstens wichtige Mitarbeiter geworden, wenn auch keine einzige einheimische Blume der ausschliesslichen oder auch nur vorwiegenden Befruchtung durch Käfer sich angepasst hat. Gerade die ersten Anfänge des Ueberganges von Insekten zur Blumennahrung aber, ihre ersten oft sehr ungeschickten Versuche, sich derselben, auch wo sie ihnen unerreichbar ist, zu bemächtigen, aber auch die erste Ausprägung von Anpassungen an Gewinnung derselben lassen sich bei den Käfern in zahlreichen Fällen erkennen. So sind die beim Honiglecken benutzten Kieferladen bisweilen bei nahverwandten Käfern um so länger gestreckt und pinselförmig behaart, je blumeneifriger die Art ist, und bei den Bockkäfern lässt sich ausserdem (wie ich auf S. 32 meines Buches über Befruchtung der Blumen durch Insekten im Einzelnen nachgewiesen und durch Abbildungen erläutert habe) eine mit zunehmender Blumenstetigkeit stufenweise gesteigerte Verschmälerung und Streckung des Kopfes und Halsschildes erkennen.

Die am weitesten gehende Anpassung an Gewinnung von Blumennahrung, welche bei Käfern überhaupt bis jetzt nachgewiesen worden ist, zeigt eine blaue *Nemognatha* Südbrasiliens, welche mein Bruder Fritz Müller am Itajahy (Prov. St. Catharina) den tiefliegenden Honig gewisser Winden saugen sah (1, 2, fig. 6) Bei dieser haben sich die beiden Kieferladen (cc 3, fig. 6) zu zwei rinnigen Borsten von 12 mm. Länge ausgebildet, welche, indem sie sich dicht an einander legen, eine den ganzen Käferleib an Länge übertreffende Saugröhre darstellen, und so, abgesehen von der Einrollbarkeit, in überraschender Weise einem Schmetterlingsrüssel gleichen. Noch merkwürdiger wird dieses Saugrohr durch die verhältnissmässig kurze Zeit, in welcher es zur Ausprägung gelangt sein muss. Denn die südeuropäische *Nemognatha chrysomelina* zeigt noch Kieferladen (c 4, fig. 6.), welche in ähnlicher Weise verlängert und pinselförmig behaart sind, wie bei den

blumeneifrigsten unserer Bockkäfer. Innerhalb der verhältnissmässig kurzen Zeit, in welcher sich die Gattung *Nemognatha* in verschiedene Arten differencirt hat, ist also aus Kieferladen von gewöhnlicher Bildung ein Saugrohr nach Art eines Schmetterlingsrüssels geworden.

Fig. 6. Ausbildung eines Saugrüssels innerhalb der Grenzen einer Gattung.

1 *Nemognatha* vom *Itajahy* von oben gesehen, 2 desgl. von der Seite gesehen (2 : 1). s Saugrüssel. 3 Mundtheile dieser *Nemognatha*. 4 Mundtheile der *Nemognatha chrysomelina* aus Südfrankreich (4 : 1), a Oberlippe, b Oberkiefer, c Unterkiefer, d Unterlippe, e die beiden Kieferladen im Querdurchschnitte, stärker vergrössert.



Die **Zweiflügler,** *Diptera,* sind als Kreuzungsvermittler der Blumen in weit umfassenderer Weise thätig als die Käfer. Eine sehr grosse Zahl, vielleicht sogar die Mehrzahl ihrer Arten besucht Blumen; grosse Fliegenfamilien nähren sich als fertige Insekten fast ausschliesslich von Blumennahrung und besitzen Mundtheile, welche durch eine hochgradige Umbildung zur Gewinnung derselben vortrefflich ausgerüstet sind.

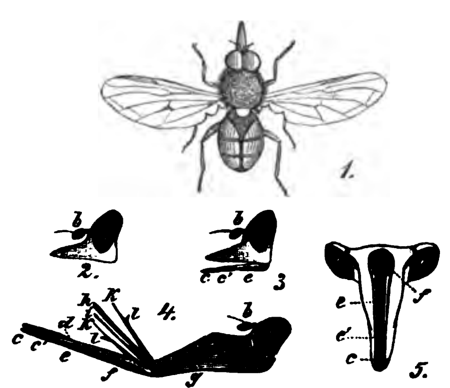
Auch fehlt es andrerseits nicht an Blumen, welche der ausschliesslichen oder fast ausschliesslichen Kreuzungsvermittlung durch Fliegen und Mücken angepasst sind. Merkwürdiger Weise aber sind gerade die blumeneifrigsten und intelligentesten Zweiflügler, welche zugleich in ihrer eigenen Organisation bedeutende, durch ihre Blumenliebhaberei bedingte Umbildungen erfahren haben (die Schwebfliegen, *Syrphidae,* Schnepfenfliegen, *Empidae,* Dickkopffliegen, *Conopidae,* und Wollschweber, *Bombylidae),* fast ohne allen Einfluss auf Ausprägung ihnen speciell angepasster Blumenformen geblieben, wogegen manche der dümmsten *Dipteren,* welche nicht die mindeste eigene Anpassung an Blumennahrung aufzuweisen haben, als ausschliessliche Kreuzungsvermittler ihnen ausschliesslich angepasster Blumenformen fungiren.

Diese auf den ersten Blick sehr befremdlich erscheinende Thatsache findet bei näherer Betrachtung ihre einfache Erklärung darin, dass die Anpassungen der Insekten an die Gewinnung der Blumennahrung offenbar von dem Grade ihrer Abhängigkeit von derselben und von der Lebhaftigkeit der Concurrenz in Erbeutung derselben bedingt sind, also den blumenstetesten und eifrigsten Besuchern natürlich am leichtesten durch Naturzüchtung zu Theil werden müssen, dass dagegen ausschliessliche Anpassung von Blumen an einen engen Besucherkreis nur dann stattfinden kann, wenn (und um so leichter stattfinden kann, je mehr) dieser irgend welche Eigenthümlichkeiten vor allen andern Besuchern voraus hat, welche ihm die Ausnützung den übrigen nutzloser oder unzugänglicher Blüthen ermöglicht. Nun besitzen Aas-, Fleisch-, Kothfliegen und andere Fäulnissstoffe liebende Zweiflügler eine Geschmacksrichtung, welche der fast aller übrigen Blumenbesucher zuwider ist, und dieser entsprechend konnten sich leicht Blumen ausbilden und haben sich thatsächlich ausgebildet, welche ausschliesslich oder vorwiegend fäulnissstoffliebende Dipteren anlocken, während sie gleichzeitig die übrigen Blumenbesucher oder doch die meisten derselben durch Erregung von Ekel zurückschrecken. Die obengenannten 4 Fliegenfamilien dagegen, obwol sie sich fast ausschliesslich auf Blumennahrung beschränken, zum Theil höchst eifrige und einsichtige Blumenbesucher sind und durch einen langen Rüssel zur Gewinnung selbst tiefgeborgenen Honigs sich vortrefflich eignen, besitzen nicht eine einzige zur Ausbeutung von Blumen sie befähigende Eigenthümlichkeit, in welcher sie nicht von Bienen

oder Schmetterlingen übertroffen würden. Die Betrachtung ihrer Rüssel lässt dies in unzweideutiger Weise erkennen.

Die **Schwebfliegen** *(Syrphidae)* haben einen aus der Umbildung der Unterlippe hervorgegangenen, mehr oder weniger lang vorstreckbaren, fleischigen Saugrüssel (Vgl. H. MÜLLER Befruchtung S. 33—39. fig. 2—5), der mittelst zweier an seinem Ende befindlichen, auf der Innenseite mit Chitinleisten besetzten Klappen zum Pollenfressen, mittelst der zu Saugborsten umgebildeten, in eine Rinne der Unterlippe zusammenlegbaren übrigen Mundtheile zum Honigsaugen gebraucht, im Zustande der Ruhe aber in eine Vertiefung an der Unterseite des Kopfes zurückgezogen wird.

Fig. 7. Unsere langrüsseligste Schwebfliege, ***Rhingia rostrata.***



1 Das ganze Thier, von oben gesehen (fast 2:1). 2 Kopf mit ganz eingezogenem Rüssel, von der Seite (stärker vergrössert). 3 Derselbe in dem Moment, wo der Rüssel sich auseinander zu klappen beginnt. 4 Derselbe mit ausgerecktem Rüssel. 5 Kopf mit eingezogenem Rüssel, von unten gesehen, doppelt so stark vergrössert als Fig. 2—4. a Auge, b Fühler, c Endklappen des Rüssels, ć unterer Abschnitt derselben, f contractiler mittlerer Theil des Rüssels, g contractile Basis des Rüssels, h Oberlippe, i die zu einem Stücke verwachsenen beiden Oberkiefer, k Unterkiefer, l Kiefertaster.

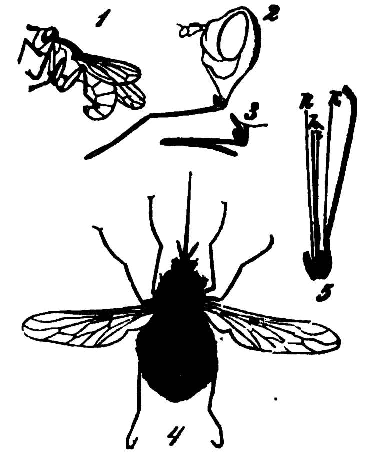
Bei den kurzrüsseligsten Arten ist daher auch der Kopf kurz und gerundet, bei etwas langrüsseligeren gewinnt er einen schnauzenförmigen Vorsprung, und bei der langrüsseligsten aller unserer Schwebfliegen, *Rhingia rostrata* (fig. 7), ist der Kopf in einen so langen kegelförmigen Vorsprung ausgezogen, dass auch hier noch der Rüssel vollständig in die Aushöhlung seiner Unterseite geborgen werden kann. Obgleich nun bei dieser nur 10 mm. langen Schwebfliege der Rüssel die enorme Länge von 12 mm. erreicht, und ihre geistige Befähigung, ihre Geschicklichkeit im Aufsuchen und Gewinnen tiefgeborgener Blumenausbeute, mit der körperlichen in gleichem Schritte sich gesteigert hat, so dass sie darin einer ausgeprägten Biene wenig nachsteht, so vermag sie doch keine einzige Blume auszubeuten, die nicht auch zahlreichen Bienen zugänglich wäre; es hat sich daher keine der ausschliesslichen Kreuzungsvermittlung der *Rhingia* angepasste Blume ausprägen können. Dasselbe gilt von den 3 anderen oben genannten Fliegenfamilien, welche sich durch Rüssellänge wie durch eifrigen Blumenbesuch vor allen übrigen *Dipteren* hervorthun, aber keinen Pollen verzehren und ihren Rüssel nicht in eine Aushöhlung an der Unterseite des Kopfes zurückzuziehen vermögen.

Die **Schnepfenfliegen** *(Empidae)* nämlich, von welchen eine der häufigsten und blumeneifrigsten Arten in Fig. 17 in ihrer Kreuzung vermittelnden Thätigkeit dargestellt ist, bleiben an Rüssellänge noch weit hinter *Rhingia* zurück und sind überdiess viel einseitiger in ihren Bewegungen. Wie sie ihren dünnen, geraden Rüssel in der Ruhe gerade nach unten gerichtet tragen, so gebrauchen sie ihn auch zur Gewinnung von Blumenhonig am liebsten nur in dieser Richtung. Sie suchen daher vorzugsweise nach oben geöffnete Blumen auf (wie z. B. *Cruciferen, Caryophylleen, Compositen*), in welche sie den Rüssel und nach Bedarf

auch den kleinen Kopf nur einfach hinabzusenken brauchen, um zum Honige zu gelangen. Durch grössere Kräftigkeit und Spitzheit ihrer Rüsselborsten (besonders des Oberkiefers h 4, fig. 7) sind sie aber auch zum Anbohren saftreicher Gewebe befähigt und machen nicht selten Gebrauch von dieser ihrer Fähigkeit, wie z. B. die in Fig. 17 dargestellte *Empis livida,* welche die Blüthen des gefleckten Knabenkrautes *(Orchis maculata)* besucht und nur durch Anbohren der inneren Wand ihres Spornes einige Ausbeute gewinnt.

Einer bedeutenden Steigerung seiner Länge ist ein gerade nach unten gerichteter Rüssel natürlich nicht fähig, da er schon durch die Standfläche, auf die er aufstösst, an weiterer Verlängerung verhindert wird. Soll er sich weiter verlängern können, so muss er in der Ruhe eingeknickt oder wagerecht nach vorn oder hinten gelegt getragen werden. Bei den Dickkopffliegen *(Conopidae)* finden wir das erstere, bei den Wollschwebern *(Bombylidae)* das letztere dieser beiden Auskunftsmittel zur Anwendung gelangt. Von beiden ist daher eine bedeutendere Rüssellänge als von den Schnepfenfliegen *(Empidae)* erreicht worden.

Fig. 8. Conopiden und Bombyliden.



1 Eine Dickkopffliege, *Sicus ferrugineus* (1,7 : 1). 2 Kopf derselben mit fast ausgestrecktem Rüssel (4 : 1). 3 Rüssel nach Art eines Taschenmessers zusammengeklappt (4 : 1). 4 Ein Wollschweber, *Bombylius major* (1,7 : 1). 5 Der Rüssel desselben, etwas stärker vergrössert. Bezeichnung der Rüsselborsten wie in Fig. 7.

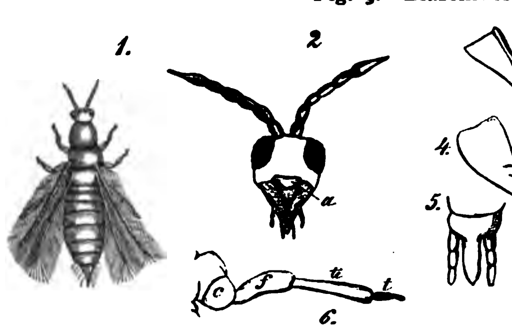
Bei manchen **Dickkopffliegen** *(Conopidae)* knickt sich der Rüssel nur an der Basis ein, so dass er bequem nach vorn gerichtet werden kann, bei andern, wie z. B. bei der hier abgebildeten Art (1, 2, 3, fig. 8.) ausserdem auch noch in der Mitte, so dass er sich in der Ruhe nach Art eines Taschenmessers zusammenklappen lässt. Bei allen *Conopiden* aber erreicht er durch die Einknickung nicht nur die Möglichkeit, weiter als es bei dem gerade nach unten gerichteten *Empiden*rüssel der Fall ist, sich zu verlängern, sondern auch die Fähigkeit, freier nach verschiedenen Richtungen hin bewegt zu werden. Und in der That finden sich die *Conopiden* nicht nur auf Blumen, die auch gewissen *Empiden* zugänglich sind, sondern auch *Labiaten* und *Papilionaceen* werden von ihnen nicht selten auszubeuten versucht.

Mindestens ebenso geschickt im Auffinden tief geborgenen Blumenhonigs und dabei ungleich rascher in ihren Bewegungen sind die **Wollschweber** *(Bombylidae)*, welche ihren Rüssel auch in der Ruhe gerade nach vorn gestreckt tragen (4, fig. 8) und den langrüsseligsten Schwebfliegen an Rüssellänge gleich kommen. (Der hier abgebildete *Bombylius major* z. B. hat einen Rüssel von 10, *B. discolor* einen von 11—12 mm. Länge.) An Geschwindigkeit der Flügelbewegung lassen sie sich den Schwärmern *(Sphingidae)* unter den Schmetterlingen, den smaragdgrünen und azurblauen *Euglossa*arten Brasiliens unter den Bienen, den Kolibris unter den Vögeln vergleichen. Wie diese halten sie sich bald frei in der Luft schwebend an derselben Stelle, indem sie die Flügel so rasch bewegen, dass sie unserm Auge innerhalb des ganzen Bewegungsspielraums stille

zu stehen scheinen, bald schiessen sie wieder stossweise weiter, so dass es Mühe macht, ihnen mit dem Blicke zu folgen; wie diese bleiben sie auch bei ihren Blumenbesuchen dieser Bewegungsweise treu, indem sie in stossweisem Fluge von Blume zu Blume eilen und meist frei schwebend ihren Rüssel in die honigführenden Röhren stecken. Der tiefgeborgene Honig der Schlüsselblumen, des Immergrün, des Veilchen, mancher *Labiaten* und *Papilionaceen* ist ihnen zugänglich, aber auch sie werden in ihren höchsten Leistungen von zahlreichen Bienen und Schmetterlingen weit übertroffen. Daher hat sich auch ihnen keine einzige Blume besonders anpassen können.

Im Anschlusse an die Zweiflügler sei hier sogleich die kleine Abtheilung der **Blasenfüsse** *(Thysanoptera,* Gattung *Thrips)* erwähnt, die gleich so manchen Fliegen zu den häufigsten Blumengästen gehören und doch weder selbst irgend welche Anpassung an die Gewinnung der Blumennahrung erkennen lassen, noch irgend welchen Blumen als ausschliessliche oder auch nur überwiegende Kreuzungsvermittler dienen.

Fig. 9. Blasenfüsse *(Thrips).*



Ein Blasenfuss von oben gesehen (30 : 1). 2 Kopf desselben, stärker vergrössert, von vorn gesehen. 3 Oberkiefer. 4 Unterkiefer. 5 Unterlippe. 6 Fuss. c Hüfte *(coxa)*, f Schenkel *(femur)*, ti Schiene *(tibia)*, t Fussglied *(tarsus)*, am Ende derselben statt der Krallen ein Haftscheibchen.

Durch ihre winzige Körpergrösse, welche kaum 1 mm. Länge erreicht, sind diese Thierchen zum Eindringen in alle möglichen Blumen, auch in solche, die sich ganz bestimmten Besucherkreisen, sei es winzigen Zweiflüglern oder Bienen oder Faltern angepasst haben, ohne Weiteres befähigt, und obgleich sie bisweilen auch Blätter anbohren und den Saft derselben saugen sollen, so haben sie doch unbestreitbar für den Aufenthalt in Blumen eine ganz entschiedene Vorliebe und sind trotz des höchst einfachen Baues ihrer Mundtheile eben so wol zum Fressen des Blüthenstaubes als zum Saugen des Honigs befähigt. Die Pollenkörner befördern sie nämlich mit zangenartig greifender Bewegung ihrer Oberkiefer (3, fig. 9) in den Mund, und um Honig zu saugen, legen sie Ober- und Unterkiefer zu einem kurzen, kegelförmigen Saugrohre (2, fig. 9) zusammen. Da sie sich ziemlich lange in den einzelnen Blüthen aufhalten und verhältnissmässig selten von Stock zu Stock fliegen, so sind sie trotz ihrer grossen Häufigkeit als Kreuzungsvermittler von geringer Bedeutung.

Doch hat man bei Anstellung und Beurtheilung der in Kap. 3 besprochenen künstlichen Befruchtungsversuche sich stets zu erinnern, dass diese winzigen Eindringlinge durch kein darüber gestülptes Netz von den Versuchspflanzen abgehalten werden können.

Wir kommen nun zu derjenigen Insektenabtheilung, welche an Einseitigkeit der Anpassung an die Gewinnung von Blumenhonig alle übrigen weit hinter sich lässt, obwol sie an Wichtigkeit für die Kreuzungsvermittlung der Blumen durchaus nicht die erste Stelle einnimmt, an die Abtheilung der **Schmetterlinge** *(Lepidoptera)*. Wie die Zweiflügler so haben auch die Schmetterlinge besondere Arbeiten zur Versorgung ihrer Nachkommenschaft nicht auszuführen, und wie von den blumenbesuchenden Zweiflüglern die *Empiden*, *Conopiden* und *Bombyliden*,

so verschmähen auch die Schmetterlinge den Blüthenstaub und beschränken sich auf den Genuss der von den Blumen gelieferten Flüssigkeiten. Ihre Mundtheile konnten daher in eben so einseitiger Weise, wie bei den genannten 3 Fliegenfamilien, durch Naturauslese zur Gewinnung auch tief geborgenen Blumensaftes tauglich gemacht werden; ja aus einem doppelten Grunde noch durchgreifender und einseitiger. Bei den *Dipteren* nämlich hat der Uebergang zur Blumennahrung offenbar erst stattgefunden, nachdem der gemeinsame Stamm bereits in zahlreiche grössere und kleinere Zweige sich getheilt hatte, und manche dieser Zweige (wie z. B. *Musciden, Tabaniden)* sind in der Mehrzahl ihrer Arten noch jetzt nicht blumenstet, manche (wie z. B. *Asiliden)* überhaupt nur ausnahmsweise Blumengäste. Bei den Schmetterlingen dagegen ist die Beschränkung auf Blumenhonig so allgemein verbreitet, dass sie mit grosser Wahrscheinlichkeit als von gemeinsamen Stammeltern ererbt und das vereinzelte Auftreten abweichender Gewohnheiten (Anbohren von Früchten, Saugen ausfliessenden Baumsaftes, Kothes etc.) als nachträglich erworben angenommen werden kann. Ist diese Annahme richtig, so hat bei den Schmetterlingen Naturauslese wahrscheinlich weit längere Zeit zur Züchtung langer Saugröhren gehabt und schon deshalb bedeutendere Resultate erreichen können als bei den Fliegen. Noch wichtiger aber ist vielleicht der Umstand, dass bei den Schmetterlingen von vornherein nur die beiden Kieferladen an der Bildung eines Saugrohres sich betheiligten, bei den Zweiflüglern dagegen die fleischige Unterlippe nebst allen übrigen zu Borsten oder Chitinstäben umgebildeten Mundtheilen. In der That ist bei den Schmetterlingen das Saugrohr in ganz derselben Weise durch Streckung, rinnige Aushöhlung und dichtes Aneinanderlegen aus den beiden Kieferladen hervorgegangen, wie bei der weiter oben beschriebenen und abgebildeten *Nemognatha* (Vgl. H. Müller Befruchtung S. 57. fig. 17) und unterscheidet sich von demselben wesentlich nur dadurch, dass es sich in der Ruhe spiralig zusammengerollt zwischen den Lippentastern birgt, dass es sich an den Rändern der beiden Halbrinnen durch übergreifende Haargebilde dichter schliesst, und dass es am Ende nicht selten mit starren, spitzzackigen Hervorragungen bewaffnet ist, die es zum Erbohren in saftigem Gewebe eingeschlossener Blumen- und Fruchtsäfte befähigen. Dieses Saugrohr aber bietet bei den Schmetterlingen alle möglichen Abstufungen dar von winzigen Anfängen, die sich am nächsten den Mundtheilen der Frühlingsfliegen *(Phryganiden)*, der muthmasslichen Stammeltern der Schmetterlinge, anreihen, bis zu dem bis 80 mm. langen Saugrohre unseres Windenschwärmers *(Sphinx Convolvuli)* und bis zu den 1/4 Meter langen Rüsseln einzelner Schwärmer Brasiliens [8] und Madagaskars [8]. Ganz entsprechende Abstufungen der Röhrenlängen zeigen die von den Schmetterlingen ausgebeuteten Blumen, und eine dritte Stufenleiter, parallel mit den beiden genannten, spricht sich in der Blumenthätigkeit der Schmetterlinge aus. Sie führt uns von Arten mit verkümmertem Rüssel, die nie oder nur ausnahmsweise Blumen besuchen und von solchen, die ihr tändelndes Spielen und Sich-jagen nur flüchtig durch Blumenbesuch unterbrechen, bis zu der höchsten Geschwindigkeit der Kreuzungsvermittlung, deren Insekten überhaupt fähig sind, und welche nur die den Kolibris ähnlichen Schwärmer *(Sphingiden)* leisten, deren erstaunliche Leistungsfähigkeit im 19. Kapitel dieser Abhandlung durch bestimmte Zahlenbeispiele veranschaulicht ist.

Bei weitem am wichtigsten von allen Insektenordnungen sind für die Kreuzungsvermittlung der Blumen die **Aderflügler** oder **wespenartigen Insekten** *(Hymenoptera)* geworden, obgleich sie, selbst in ihren in dieser Hinsicht am

weitesten fortgeschrittenen Formen, nicht die Rüssellänge und, vielleicht *Euglossa* ausgenommen, auch nicht die Geschwindigkeit der Schwärmer erreicht haben. Sie treten uns in einer Anzahl scharf gesonderter Familien entgegen, deren Abstufungen sowol in ihren Lebensverrichtungen und in ihrer geistigen Befähigung als in ihrem Körperbau folgenden genetischen Zusammenhang vermuthen lassen [9].

Die ältesten, den gemeinsamen Stammeltern am nächsten stehenden Wespenfamilien scheinen die Pflanzen anbohrenden zu sein. Dasselbe Organ, welches bei ihren muthmasslichen Abkömmlingen, den Wespen und Bienen, als Angriffs- und Vertheidigungswaffe fungirt, der Stachel, ist bei ihnen noch als Sägebohrer vorhanden, der ausschliesslich zum Anbohren lebender Pflanzen, zur Unterbringung des Eies an eine geeignete Brutstätte, verwendet wird. Das Anbohren eines zur Ernährung der Brut geeigneten Pflanzentheils und das Hineinlegen eines Eies in das Bohrloch ist bei ihnen noch die einzige Arbeit, welche sie für die Versorgung ihrer Nachkommenschaft auszuführen haben. Denn die aus den Eiern schlüpfenden Larven nähren sich von dem angebohrten Pflanzentheile, sei es im Innern des Holzkörpers (**Holzwespen,** *Siricidae*) oder einer um das Ei sich entwickelnden Anschwellung und Wucherung des Pflanzengewebes, in einer sogenannten Galle (**Gallwespen,** *Cynipidae*), sei es aussen, nach Art der Raupen, von den Blättern zehrend (**Blattwespen,** *Tenthredinidae*).

Von den Gallwespen müssen einzelne, wie sich aus den zweierlei Brutversorgungsgewohnheiten der heutigen Arten schliessen lässt, dazu übergegangen sein, andere Insekten oder deren Larven anzubohren, in deren Körper ihre eigenen Larven dann schmarotzen. Offenbar war mit dieser Veränderung der Brutversorgungsgewohnheit der Entwicklung des Wespenlebens ein unabsehbar weites neues Gebiet eröffnet. Denn so unzählig mannigfaltige sich selbstständig nährende Insekten vorhanden waren, so unzählig mannigfaltige Plätze standen den Schmarotzerwespen zur Einschleichung und speciellen Anpassung offen. Und sie sind in der That in der umfassendsten Weise benutzt worden, wie die erstaunliche Artenzahl und Verschiedenheit der Grösse, Körperform, Bohrerlänge u. s. w. der heutigen **Schlupfwespen** (*Ichneumonidae* und Verwandte), der muthmasslichen Nachkommen jener ersten Insektenanbohrer, beweist, und keine einzige Insektenfamilie scheint von ihren Angriffen ganz verschont geblieben zu sein. Durch das mit ihrer Brutversorgung verbundene Aufsuchen und Ueberlisten der anzubohrenden Insekten haben die Schlupfwespen eine viel höhere Umsicht, Beweglichkeit und Gewandtheit erlangt als ihre pflanzenanbohrenden Stammeltern, und eben diese Steigerung auch ihrer geistigen Befähigung wird die einsichtigsten unter ihnen in den Stand gesetzt haben, eine in die Augen springende Unvollkommenheit ihrer Brutversorgung durch Uebergang zur Grabwespenlebensweise zu beseitigen.

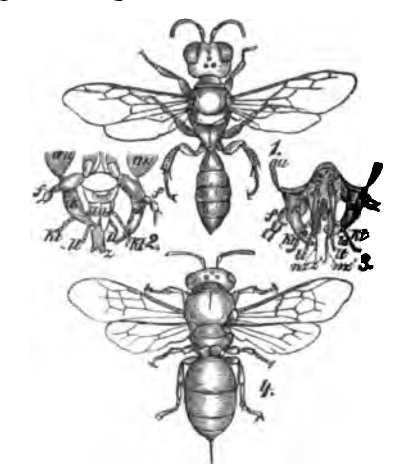
Die Brutversorgung der Schlupfwespen leidet nämlich offenbar an dem Nachtheile, dass die angebohrten Insekten und mit denselben die eigene Nachkommenschaft der Schlupfwespen der Vernichtung durch Vögel und andere Feinde frei ausgesetzt bleiben. Diesen Nachtheil haben aber, wie es scheint, gewisse Schlupfwespen dadurch zu beseitigen gewusst, dass sie eine Höhle gruben, in welcher sie ihr durch Anbohrung gelähmtes Opfer mit einem Ei behafteten, um sodann die Höhle zu schliessen und soweit als möglich jede Spur derselben zu verwischen. Durch diese Vervollkommnung der Brutversorgung wurden die auszuführenden Thätigkeiten von neuem weit complicirter; die geistige Befähigung

höher gesteigert, ging aus der Familie der Schlupfwespen die in jeder Beziehung höher stehende der **Grabwespen** (*Sphegidae* oder *Fossores*) hervor, welche weiterhin wahrscheinlich den Familien der eigentlichen **Wespen** (*Vespidae*), der **Ameisen** (*Formicidae*), und der **Blumenwespen** oder **Bienen** (*Apidae*) den Ursprung gegeben hat.

Von allen den genannten Wespenfamilien sind nur die Holzwespen noch nicht als Blumengäste beobachtet worden. Alle übrigen gehen als fertige Insekten mit einem grossen Theile ihrer Arten dem Honige der Blumen nach und wirken an der Kreuzungsvermittlung derselben in mehr oder weniger erfolgreicher Weise mit. Aber nur die Bienen sind in ihrer ganzen Ernährung vom Eie an auf Blumennahrung beschränkt.*) Sie sind dadurch die bei weitem eifrigsten, regelmässigsten und ausdauerndsten Besucher und als solche zugleich die bei weitem wichtigsten Kreuzungsvermittler der Blumen geworden, die für sich allein in dieser Beziehung weit mehr leisten als alle übrigen Insektenfamilien zusammen genommen. Ihnen allein haben sich daher auch weit zahlreichere Blumen speciell angepasst als allen übrigen Insekten zusammen genommen. Was sie aber, selbst abgesehen von ihren interessanten Beziehungen zu den Blumen, für ein eingehenderes Studium ganz besonders anziehend und lohnend macht, das sind die mannigfachen Abstufungen der Anpassung an Gewinnung der Blumennahrung, welche die verschiedenen Glieder ihrer reich verzweigten Familie darbieten, und von denen wir hier wenigstens eine richtige Gesammtvorstellung zu gewinnen versuchen wollen [10].

Fig. 10. Grabwespe und Biene auf gleicher Organisationshöhe.

1 *Crabro (Crossocerus) leucostoma* L., von oben (3 : 1). 2 Mundtheile einer anderen Grabwespe, *Dinetus pictus* F. ♂ von oben (6 : 1). 3 Dieselben von unten. 4 *Prosopis signata* Pz ♀, eine Biene (3 : 1). In 2 und 3 bedeutet: au Augen, f Fühler, ol Oberlippe, ok Oberkiefer, a Angel oder Wurzelstück des Unterkiefers. st Stammstück desselben, la Lade desselben, kt Kiefertaster, k Kinn, z Zungen, nz Nebenzungen, lt Lippentaster.



Bei den muthmasslichen Stammeltern der Bienen, den Grabwespen, ist die von langen Tastspitzen (lt 2, 3, fig. 10) umgebene, mehr oder weniger weit vorstreckbare Zunge (z 2, 3, fig. 10) die einzige Anpassung an die Gewinnung von Blumennahrung, welche uns die ausgereckten Mundtheile erkennen lassen, ja welche überhaupt das ganze Thier aufzuweisen hat. Aus dem Grabwespenstamme sind nun die Bienen als besondere Familie augenscheinlich dadurch hervorgegangen, dass gewisse Grabwespen, anstatt nach ererbter Gewohnheit durch ihren Stich gelähmte Insekten in ihre Bruthöhle zu schleppen und mit einem Ei zu belegen, ihre eigene Nahrung, Blüthenstaub und Honig, auch als Larvenfutter verwendet haben.

Diejenigen Grabwespen, bei welchen sich zuerst diese neue Art der Brut-

*) Von gewissen Gallwespen *(Cynips)*, die sich in den Fruchtknoten der Feigen *(Ficus)*, und von gewissen Motten, die sich in den Samenkapseln bestimmter Blumen entwickeln, kann dies nur in uneigentlichem Sinne gesagt werden. Das Nähere über dieselben findet sich in Kap. 20.

versorgung zur erblichen Gewohnheit ausprägte, wurden dadurch allein, auch ohne irgend welche Abänderung der Organisation, zu Bienen. In der That giebt es noch heute Bienen, welche sich in ihrer Organisation in keinem einzigen Stücke von den Grabwespen unterscheiden, welche sich ganz ausschliesslich dadurch, dass sie ihre Brut mit Honig und Blüthenstaub beköstigen, als Bienen charakterisiren, welche uns also von der Organisationshöhe der gemeinsamen Stammeltern der Bienenfamilie ein treues Bild bewahrt haben. Es sind die Arten der Gattung *Prosopis*, deren eine in der vorstehenden Abbildung (4, fig. 10) dargestellt ist.

Wenn nun auch, wie die heutigen *Prosopis*arten zeigen, der Grabwespenmund im Stande war, Blüthenstaub mit dem Honig zugleich aufzunehmen und in der sorgfältig geglätteten, mit erhärtetem Schleime angekleideten Zelle als Speise für die künftige Larve wieder auszuspeien, so konnte es doch, nachdem diese Art der Larvenbeköstigung einmal zur erblichen Gewohnheit geworden war, nicht ausbleiben, dass Naturauslese jede sich darbietende vortheilhaftere Abänderung der Organisation erhielt und zur dauernden Eigenschaft ausprägte. Denn der Uebergang zu der bezeichneten Bienenlebensweise hatte den ihr zugethanen Aderflüglern ein reiches neues Ernährungsgebiet eröffnet, dessen sie, frei von der Concurrenz ihrer Stammesgenossen, zur Auffütterung einer immer zahlreicheren Nachkommenschaft sich bedienen konnten. Und die anfangs in geometrischer Reihe sich steigernde Zahl jener ersten noch auf der Organisationshöhe der Grabwespen stehenden Bienen musste sehr bald zur lebhaftesten Concurrenz unter ihnen selbst führen, zu einem ernsten Wettkampfe um die Existenz, aus welchem alle diejenigen Abänderungen, welche ein erfolgreicheres Einsammeln des Larvenfutters zu leisten vermochten, als Sieger hervorgingen. Ein erfolgreicheres Einsammeln des Larvenfutters aber war, da sich dasselbe aus Blüthenstaub und Honig zusammensetzt, nach zwei Richtungen hin möglich. Einerseits mussten solche Abänderungen der Organisation, welche erfolgreichere Gewinnung des Blüthenstaubs, andererseits solche, welche erfolgreichere Gewinnung des Honigs ermöglichten, sich ausbilden und stufenweise steigern. Den Ausgangspunkt für die Ausbildung eines Pollensammelapparates gab die von den Grabwespen ererbte Gewohnheit, irgend welche dem Körper anhaftende fremde Theilchen mittelst der dünn und kurzbehaarten Unterseite der Füsse, insbesondere des ersten Fussgliedes, der Ferse, abzufegen. Blieben nun bei den regelmässigen Blumenbesuchen an dem nackten oder kurz und spärlich behaarten Körper Pollenkörner haften, so wurde durch das Abfegen derselben die Pollenernte des Mundes gesteigert. Wurden die Haare der ganzen Körperoberfläche dichter und länger, die zum Abfegen des in denselben haften gebliebenen Blüthenstaubes benutzten Fersen breiter, ebenfalls dichter und länger behaart und dadurch zum Abfegen geeigneter, so steigerte sich die mittelst des Haarkleides nebenbei gewonnene Pollenernte alsbald so, dass sie allein dem Bedarf genügte und nun eine vollständige Arbeitstheilung zwischen Mund und Haarkleid sich vollzog, der Art, dass der erstere nur noch zum Einsammeln des Honigs, das letztere allein zum Einsammeln des Blüthenstaubes diente. Dem entsprechend sehen wir die auf einander folgenden Stufen der Bienenentwicklung im Ganzen immer breitere und mit immer ausgebildeteren Bürsten ausgerüstete Fersen und ein immer dichteres und längeres Haarkleid gewinnen, und die ursprünglich einfachen Haare desselben mit stufenweise längeren Seitenzweigen versehen, wodurch natürlich die Möglichkeit, Pollen im Haarkleide anzuhäufen, sich ganz ausserordentlich steigert, gleichzeitig aber

der Bienenkörper zur Uebertragung des Pollens von einer Blüthe auf die Narben anderer immer geeigneter wird. Aber nicht die ganze Körperfläche ist zur Anhäufung des Pollens in ihrem Haarkleide und zum Wiederherausfegen des Pollens aus demselben in gleicher Weise geeignet. Am meisten zur Ansammlung von Pollen geeignet sind offenbar diejenigen Körperstellen, welche beim Besuche der Blüthen entweder ganz von selbst die Staubgefässe streifen oder mit geringer Mühe, mit leichter Abänderung der blossen Anflugsbewegung über die Staubgefässe hinweg gestreift werden können und doch dabei vor dem Verluste des Pollens bei den Flieg- und Kriechbewegungen einigermassen geschützt sind, wie namentlich die Unterseite des Hinterleibes und die hinteren Beine. Dem entsprechend sehen wir bei weiterer Ausprägung des Bienenleibes an diesen Körperstellen sehr bald dichtere Zusammenhäufungen von Haaren auftreten und als besondere Pollensammelapparate fungiren.

Bei dem einen Hauptzweige der Bienenfamilie, welchem die bekannten Blattschneiderbienen (*Megachile*), die Mauerbienen (*Osmia*) und die ihre Bruthöhlen mit abgekratzten Pflanzenhaaren auskleidenden Wollbienen (*Anthidium*) angehören, ist es die Bauchseite des Hinterleibes, die sich mit einer einzigen dichten Bürste aus schräg nach hinten stehenden starren Borsten bedeckt hat (Bauchsammler). Diese Bauchbürste ist offenbar zum unmittelbaren Abfegen von unten sich darbietenden Blüthenstaubes am besten geeignet. Blumen, welche solchen enthalten, wie z. B. die Blüthenkörbchen der *Senecioniden* unter den *Compositen*, die *Papilionaceen*, *Echium* u. a. werden daher von den Bauchsammlern mit besonderer Vorliebe aufgesucht und in raschester und erfolgreichster Weise ausgebeutet.

Bei einem anderen Hauptzweige der Bienenfamilie haben sich zunächst die Hinterbeine bis zur Hinterbrust hinauf und oft auch selbst diese noch mit einem Walde von Federhaaren bekleidet, der sich beim Besuche der Blumen theils durch unmittelbares Abstreifen, theils durch Zusammenfegen und Uebertragen mittelst der Fersenbürsten mit grossen Blüthenstaubmengen anfüllt. Die so ausgerüsteten Bienen (*Andrena*, *Halictus*) betreiben ihre Pollenernte in solchen Blüthen mit bestem Erfolge und suchen dieselben behufs der Pollenernte am liebsten auf, welche ein Umherkriechen zwischen den Staubgefässen erfordern, um den Honig zu gewinnen, wie z. B. *Ranunculus*, die meisten *Cruciferen*, und *Rosifloren*, *Salix*, die *Cynareen* und *Cichoriaceen* unter den *Compositen*. In diesen Blumen können die bezeichneten Bienen mit geringer Abänderung ihrer Kriechbewegung und fast ohne Zeitverlust, während sie dem Honige nachgehen, zugleich die Sammelbürsten ihrer Hinterbeine*), bei manchen bis zur Hinterbrust ein schliesslich aufwärts, mit Blüthenstaub füllen. Eine weitere Vervollkommnung hat diese Ausrüstung der hinteren Körpertheile zum Sammeln des Pollens dadurch erfahren, dass die Haarumkleidung noch länger und dichter geworden ist, gleichzeitig aber auf diejenigen Theile sich beschränkt hat, aus welchen der angehäufte Blüthenstaub mittelst der Fersenbürsten am bequemsten und raschesten wieder herausgenommen werden kann, d. h. auf Schienen und Fersen der Hinterbeine. Die so ausgerüsteten Bienengattungen (*Panurgus*, *Dasypoda*) sind zu raschem und

*) Die Vorderbeine der Bienen, welche offenbar beim Anfliegen und Festhalten auf den Blumen am meisten in Bewegung sind und daher an ihnen angehäufte Pollen am leichtesten verlieren würden, finden sich niemals, die Mittelbeine welche, wenn auch in geringerem Grade, ähnliche Dienste leisten, nur selten, z. B. bei der brasilianischen Gattung *Tetrapedia*, mit einem Haarwalde versehen.

erfolgreichem Ausbeuten der Blüthenkörbchen der *Cichoriaceen* in noch höherem Grade befähigt als die vorigen, und es ist erstaunlich anzusehen, wie rasch sich ihre Hinterbeine ohne besonders darauf verwandte Mühe mit mächtigen Pollenklumpen beladen, während sie den Rüssel zum Honiggenusse aus Röhrchen in Röhrchen stecken.

Schon der berühmte Entdecker der Blumengeheimnisse, CHRIST. CONRAD SPRENGEL, [11] hat im vorigen Jahrhunderte dem Treiben der *Dasypoda* mit Staunen zugesehen, dem er in folgenden Worten Ausdruck giebt: »In der Mittagsstunde eines schönen Tages traf ich eine Biene auf *Hypochoeris radicata* an, welche an ihren Hinterbeinen Staubballen von einer solchen Grösse hatte, dass ich darüber erstaunte. Sie waren nicht viel kleiner als der Körper des Insekts und gaben demselben das Ansehen eines stark beladenen Packpferdes. Dennoch konnte sie mit dieser Last sehr schnell fliegen, und sie war mit dem gesammelten Vorrathe noch nicht zufrieden, sondern flog von einem Blumenknauf zum andern, um denselben zu vergrössern.«

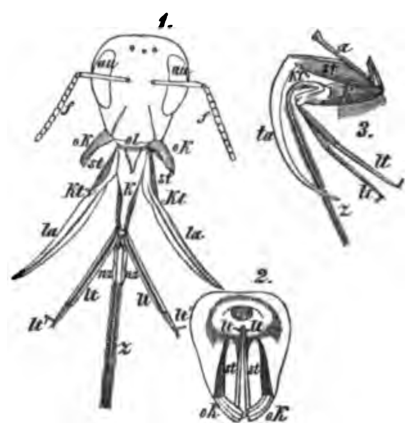
So vollkommen nun auch diese Sammelbürste von *Panurgus* und *Dasypoda* in ihrer Art ist, so erscheint sie doch einseitig den Blüthenkörbchen der *Cichoriaceen* angepasst, welche in der That von diesen Bienen fast ausschliesslich besucht werden. Eine viel allgemeiner brauchbare Form hat der Pollensammelapparat bei den Hummeln und Honigbienen gewonnen, die sich durch Gesellschaftsbildung und Ausbeutung der grössten Blumenmannigfaltigkeit vor allen übrigen Bienen auszeichnen. Diese Gesellschaftsbienen haben nämlich die Gewohnheit angenommen, den einzusammelnden Blüthenstaub vorher mit Honig zu durchfeuchten, so dass er zusammenhaftet und während des Transportes nicht so leicht verloren geht. Dadurch sind nun die Federhaare an den Hinterbeinen als Aufnehmer des Blüthenstaubes ganz überflüssig geworden und der Verkümmerung anheimgefallen. Die breite Aussenfläche der Hinterschienen ist haarlos, glatt und spiegelblank geworden; in diesem Zustande, etwas ausgehöhlt und nur ringsum an den Rändern von steifen Borsten umzäunt, genügt sie, einen mächtigen, die Zaunborsten weit überragenden Ballen honigdurchtränkten Blüthenstaubes festzuhalten.

Die Ausbildung eines besonderen Pollensammelapparates, die wir so eben in ihren hauptsächlichsten Formen überblickt haben, kommt den Bienen allein unter allen Insekten, ja unter allen Thieren überhaupt zu, während sie die Ausbildung eines immer längeren Saugapparates zur Gewinnung immer tiefer in Blumenröhren versteckten Honigs mit allen ausgeprägteren Blumenbesuchern, Schmetterlingen, Fliegen und selbst Käfern, gemein haben. Was aber den Bienenrüssel vor den Rüsseln der übrigen aus Blumenröhren Honig gewinnenden Insekten in hohem Grade auszeichnet, ist, dass zu seiner Ausbildung nur die unteren Mundtheile, Unterkiefer und Unterlippe, zur Verfügung gestanden haben, während die Oberkiefer als wichtigste Werkzeuge für die Herstellung der Bruthöhlen in unverkümmertem Gebrauch geblieben sind, dass ferner den Ausgangspunkt zu seiner Bildung das einfache stumpfe Läppchen am Ende der Unterlippe, die Zunge (z 2, 3, fig. 10), gebildet hat, welche ja den Grabwespen und unausgeprägtesten Bienen, *Prosopis* (fig. 10), als Werkzeug zur Gewinnung des Blumenhonigs ausreicht. Die heutigen Bienenarten, selbst schon diejenigen unserer Heimath, bieten uns eine ungemeine Mannigfaltigkeit verschiedener Umbildungsstufen des Grabwespen- und ursprünglichen Bienenmundes dar, aus welchen sich noch ziemlich vollständig die einzelnen Schritte erkennen lassen, durch welche Naturauslese allmählich zur Ausprägung eines langen, oft den ganzen Körper an Länge weit übertreffenden Bienenrüssels gelangt ist [10]. Wir müssen uns hier indess darauf beschränken, den zu voller Ausprägung gelangten Bienenrüssel (fig. 11, 12)

mit seinem ursprünglichen Zustande (2, 3, fig. 10) zu vergleichen, um so die hauptsächlichsten der stattgehabten Umwandlungen mit einem Male zu überblicken.

Die ursprünglich kurze, stumpfe, ausgerandete Zunge, welche von *Prosopis* noch zum Auskleiden der Bruthöhle mit einer alsbald erhärtenden Schleimschicht benutzt wird, hat sich weiter hin zu einem lanzettlichen Läppchen gestreckt, das schon in etwas tiefere Honigbehälter einzudringen vermag und ausschliesslich noch zur Honiggewinnung dient. Dann ist sie zu einem immer längeren wurmförmigen Körper geworden, der mit Haarquirlen zierlich umkleidet ist und noch tiefer geborgenen Honig leicht erreichen kann.

Fig. 11. Der ausgeprägte Bienenrüssel.



1 Kopf einer Hummel *(Bombus muscorum* L. ♀) mit völlig ausgestreckten und gewaltsam auseinander gesperrten Mundtheilen, von oben gesehen. 2 Mundtheile einer Hummel *(B. hortorum* L. ☿) in völlig eingezogenem Zustande, von unten gesehen. 3 Untere Mundtheile (Saugapparat) einer Mauerbiene (*Osmia rufa* L. ♂) in halb zusammengeklapptem Zustande, von der Seite gesehen. Die Bedeutung der Buchstaben ist dieselbe wie in Fig. 10.

Zum Entleeren noch tieferer honigführender Röhren genügte aber alsbald nicht mehr die weitere Verlängerung der wurmförmigen Zunge, deren Haarquirle sich mit dem süssen Nass behafteten, sondern es war dazu ein Saugrohr erforderlich, in welchem dasselbe in reichlicherer Menge bis zum Munde emporgesaugt werden konnte. Ein solches hat sich aus den benachbarten Mundtheilen gebildet. Gleichzeitig mit der weiteren Verlängerung der Zunge (z) haben sich die Kieferladen (la) und die beiden ersten Glieder der Lippentaster (lt) gestreckt und in lange dünne Platten umgewandelt, welche sich dicht um die Zunge herum legen und dieselbe als Saugrohr umschliessen, während die beiden letzten Lippentasterglieder (lt') fortfahren als Tastspitzen zu dienen, die Kiefertaster dagegen der Verkümmerung anheimfallen.

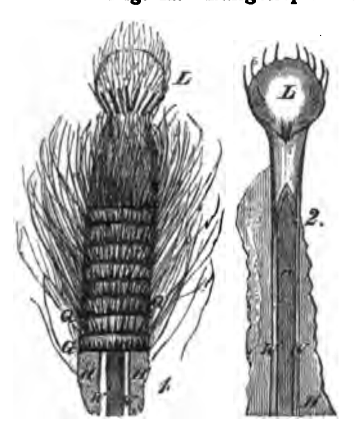
So ist denn aus der Zunge in Verbindung mit den Unterkiefern und der Unterlippe ein reichgegliederter Saugmechanismus geworden, der im ausgestreckten Zustande bei manchen Arten den ganzen Körper an Länge übertrifft und aus entsprechend langen Blumenröhren den Honig zu gewinnen vermag, durch mehrfache Zusammenklappung aber (3, fig. 10) in so engen Raum zusammengezogen werden kann, dass er sich vollständig in einer Aushöhlung an der Unterseite des Kopfes birgt (2, fig. 10) und so die unbehinderte Anwendung der Oberkiefer gestattet.

Nur bei ausländischen Bienen (z. B. den Brasilianern *Anthophora fulvifrons, Euglossa)* hat sich die Rüsselverlängerung in solchem Grade gesteigert, dass selbst die in der vorstehenden Abbildung (3, fig. 10) angedeutete mehrfache Zusammenklappung nicht mehr genügt, seine Bergung an der Unterseite des Kopfes zu ermöglichen. Der hervorragende Theil legt sich dann an die Unterseite des Leibes längs seiner Mittellinie und reicht bei *Euglossa* sogar noch bis zum Ende des Hinterleibes.

Das Ansaugen des Honigs leidet unverkennbar an der Unvollkommenheit, dass die Beschaffenheit desselben erst erkannt werden kann, nachdem der ganze

Zwischenraum zwischen der mit Haarquirlen umkleideten Zunge und den sie als Saugrohr umschliessenden Platten sich mit Honig gefüllt hat und derselbe bis zu den Geschmacksorganen emporgestiegen ist. Ergiebt sich dann für die Biene, dass dieser Honig ihr nicht zusagt, so kann sie zwar mit Saugen aufhören, aber die in den Haarquirlen haften gebliebene Schicht wird sie damit nicht los; sie wird ihr auch den Geschmack an dem nun zunächst probirten Honige verderben. Untersucht man aber die Zunge einer ausgeprägteren Biene bei stärkerer Vergrösserung unter dem Mikroskop, so erkennt man leicht eine besondere Ausrüstung derselben, durch welche auch diese Unvollkommenheit beseitigt ist.

Fig. 12. Zungenspitze der Honigbiene bei stärkerer Vergrösserung.



1 Ende der Zunge, von oben gesehen. Der die Haarquirle Q tragende Mantel ist bei G abgerissen, so dass das Haarröhrchen frei hervorragt. 2 Das aus dem Zungenmantel herausgerissene Haarröhrchen mit dem an seinem Ende sitzenden Zungenlöffel, von unten gesehen. 3 Seitenansicht desselben. C Haarröhrchen, W Wandung desselben, H Haut, welche an dem Haarröhrchen haften geblieben ist, G Gürtel aus den verbreiterten Haarwurzeln gebildet, Q Haarquirle, L Löffel, in 1 die obere, hohle, behaarte, in 2 die untere, convexe, fast nackte Seite zeigend.

Während nämlich bei den unausgeprägteren Bienen die Zunge ihrer ganzen Länge nach durch eine massive Chitingräte gestützt wird, hat sich diese Chitingräte bei den ausgeprägteren Bienen in ein Haarröhrchen umgewandelt, welches an der Zungenspitze mit offener löffelförmiger Erweiterung frei hervortritt. Sobald nun nur dieser Zungenlöffel in den Nektar getaucht wird, steigt ein Theil desselben durch das Haarröhrchen bis in die Zungenwurzel und zu den Geschmacksorganen empor, und falls nun der Biene der gekostete Honig nicht mundet, braucht sie mit dem Saugen desselben gar nicht zu beginnen und kann überdies die minimale Menge desselben, welche das Saugrohr füllt, mit Leichtigkeit aus demselben ausstossen.

In früheren Darstellungen des Bienenrüssels, welche auf die Betrachtung bei zu schwacher Vergrösserung gegründet waren, ist diese prächtige Ausrüstung vollständig übersehen und der als rundliches Läppchen gesehene Zungenlöffel irrthümlich als Ausrüstung zum Ablecken flacher adhärirender Honigschichten gedeutet worden. Es ist das unbestreitbare Verdienst Dr. O. J. B. Wolff's, diesen und mehrere andere Irrthümer der bisherigen Auffassung berichtigt und vortreffliche detaillirte Abbildungen und Beschreibungen aller Einzelheiten des Mundes der Honigbiene in seiner Monographie »Das Riechorgan der Biene« gegeben zu haben. Wer sich über die Ausrüstung des Mundes der Honigbiene zum Ausbeuten tiefer Honigbehälter im Einzelnen unterrichten will, wird in diesem Buche [12] eingehende Belehrung finden.

Kapitel 6.
Ermöglichung der Kreuzung durch Insekten.

Nachdem wir uns über die an der Kreuzungsvermittlung der Blumen hauptsächlich betheiligten Insekten und ihre Ausrüstung zur Gewinnung der Blumennahrung einen Ueberblick verschafft haben, kehren wir zu den Blumen zurück, um ihre den Insekten angepassten Eigenthümlichkeiten kennen und womöglich als nothwendige Produkte natürlicher Entwicklung verstehen zu lernen. Es dürfte uns dies am ersten gelingen, wenn wir dieselben so viel als möglich in derjenigen Reihenfolge aufzufassen suchen, in welcher sie sich geschichtlich entwickelt haben müssen, und da kann uns wenigstens in Bezug auf die erste Entstehung der Blumen kaum ein Zweifel bleiben. So sehr nämlich auch die Erforschung der Verwandtschaftsverhältnisse der Pflanzenfamilien noch in den ersten Anfängen begriffen sein mag, das eine hier allein Wesentliche dürfte wenigstens als feststehend betrachtet werden, dass die höchste Entwicklungsstufe des Pflanzenreichs, welche alle blumentragenden Pflanzen ohne Ausnahme enthält, die der Metaspermen oder Nachsamenpflanzen, sich aus der Abtheilung der Archispermen oder Ursamenpflanzen entwickelt hat, die bei uns in den Nadelhölzern oder Zapfenträgern (*Coniferen*) vertreten ist und sonst noch die Familien der Palmenfarne (*Cycadeen*) und *Gnetaceen* umschliesst. Da nun alle Ursamenpflanzen ohne Ausnahme [4] windblüthig sind, so müssen alle Blumen ursprünglich aus Windblüthlern hervorgegangen sein, und wir müssen uns die erste Anknüpfung von Beziehungen zwischen kreuzungsbedürftigen Blüthen und nahrungsbedürftigen Insekten so vorstellen, dass letztere, ihrer Nahrung wegen in der Luft umherfliegend, den von den archispermischen Windblüthlern in grosser Menge hervorgebrachten und offen der Luft dargebotenen Blüthenstaub entdeckten, als brauchbares Nahrungsmittel kennen lernten und sich an regelmässige Benutzung desselben gewöhnten; wie wir ja noch heute Gräser, Seggen, Pappeln, Ulmen, Haselnüse und andere Windblüthler gelegentlich auch einmal von Pollen suchenden Insekten (Schwebfliegen, Bienen) aufgesucht und ausgebeutet sehen.

Nun sind aber die archispermischen Stammeltern aller Blumen nicht bloss windblüthig, sondern zugleich, was die Wahrscheinlichkeit einer Kreuzung durch den Wind bedeutend erhöht, getrennten Geschlechts, in den einen Blüthen oder selbst Stöcken nur Staubgefässe, in den anderen nur Stempel dem Kreuzungsvermittler Wind darbietend. Daraus folgt offenbar, dass die ersten Insekten, welche sich an den Besuch der Archispermenblüthen gewöhnten, die ihnen ja nur Pollen darboten, gar kein Interesse hatten, auch die weiblichen Blüthen aufzusuchen. Wenn sie sich aber auf den Besuch der männlichen beschränkten, so waren sie den Pflanzen zunächst nicht nur als Kreuzungsvermittler völlig nutzlos, sondern als Pollenräuber direct schädlich. Aber dieser ursprüngliche kleine Nachtheil musste sich in der Folge zu einem colossalen, die ganze Ausbildung der Blumenwelt bedingenden Vortheile umwandeln, sobald nur Abänderungen eintraten, welche die Pollen fressenden Besucher veranlassten, nicht nur mit dem Blüthenstaube, sondern auch mit den Narben der besuchten Pflanzen in Berührung zu kommen und so zu Kreuzungsvermittlern getrennter Stöcke zu werden. Diese Umwandlung war auf zweierlei Weise möglich und ist in der That auch auf zweierlei Weise zur Ausführung gelangt. Entweder musste in beiderlei Blüthen ein Anlockungsmittel auftreten, welches die Gäste eben so wol

zum Besuche der weiblichen wie der männlichen Blüthen veranlasste, wie z. B. Honig, oder die eingeschlechtigen Blüthen mussten zu Zwitterblüthen werden, so dass die Besucher, obwol ausschliesslich dem Blüthenstaube nachgehend, ohne es zu wissen und zu wollen, doch auch mit den Narben in Berührung kommen und Pollen früher besuchter Stöcke gelegentlich auf denselben absetzen mussten. Um einigermassen sicher auf die Narben getrennter Stöcke übertragen werden zu können und nicht auf dem Transporte ohne weiteres abzufallen, musste ausserdem der lose, glatte, leicht von jedem Luftzuge weggewehte Blüthenstaub der Windblüthler anhaftend werden. Mit der Klebrigkeit des Pollens war dann zugleich die Brücke, welche im Nothfalle eine Rückkehr zur Kreuzungsvermittlung durch den Wind ermöglicht, abgebrochen und der Uebergang zur Insektenblüthigkeit vollendete Thatsache.

Wie blosses Klebrigwerden des Pollens verbunden mit Honigabsonderung unter günstigen Umständen genügen konnte, getrenntgeschlechtige Windblüthen zu Insektenblüthen (Blumen) umzuprägen, das können wir uns an unseren in den ersten sonnigen Frühlingstagen von mannigfachen Insekten so reichlich umschwärmten Weiden (*Salix*) am besten veranschaulichen.

Fig. 13. Uebergang von Windblüthigkeit zu Insektenblüthigkeit.



1 Männliches Blüthenkätzchen der Weide *(Salix)*. 2 Weibliches Kätzchen derselben. 3 Einzelne männliche Blüthe. 4 Einzelne weibliche Blüthe, n Nektarium, h Honig. 5 Zwitterblüthe einer weiblichen Schwarzpappel (nach brieflicher Mittheilung Professor Hildebrand's).

Während die den Weiden nächstverwandten Pappeln losen, glatten, leicht verstäubenden Pollen in ihren honiglosen männlichen Blüthen besitzen, der ausschliesslich durch Vermittlung des Windes auf die Narben der getrennte Stämme bewohnenden, ebenfalls honiglosen weiblichen Blüthen übertragen wird, ist dagegen bei den Weiden der Blüthenstaub klebrig, und sowol die männlichen als die weiblichen Blüthen sind mit einem Honig absondernden länglichen Auswuchse, einem Nektarium (n 3, 4, fig. 13), ausgestattet. Dieser kleine Unterschied allein bedingt die vollständige Umwandlung der Kreuzungsvermittlung. Die zahlreichen Honigtröpfchen locken zahllose Bienen und Fliegen so wie einzelne Käfer, Schmetterlinge und Wanzen sowol auf die weiblichen als auf die männlichen Weidenstöcke, und der leicht anhaftende Pollen wird von dieser bunten Gesellschaft von Frühlingsinsekten so reichlich auf die Narben übertragen, dass bei einigermassen günstiger Witterung kein einziges weibliches Blüthenkätzchen unbefruchtet bleibt, obgleich der Wind durch das Klebrigwerden des Pollens als Kreuzungsvermittler völlig ausser Dienst gesetzt ist. Einen die Kreuzung völlig sichernden Insektenbesuch aber erreichen mit so einfachen Hülfsmitteln die Weiden nur in Folge des günstigen Umstandes, dass sie zu einer Jahreszeit blühen, in der ihnen von anderen Blumen noch wenig oder gar keine Concurrenz gemacht wird. Blühten gleichzeitig zahlreiche derartige Insektenblüthler wie die Weiden, so würden sie sich gegenseitig den Insektenbesuch beschränken; den am wenigsten

erfolgreichsten Mitbewerbern würde gar kein Insektenbesuch und gar keine Kreuzung durch denselben mehr zu Theil werden, und bei der Unfähigkeit, sich selbst zu befruchten oder durch Vermittlung des Windes befruchtet zu werden, würden sie aussterben müssen. Naturnothwendig musste also der Uebergang getrenntgeschlechtiger Windblüthler zur Insektenblüthigkeit durch blosses Klebrigwerden des Pollens und Honigabsonderung auf wenige Fälle beschränkt bleiben. Ein massenhaftes Uebergehen von Windblüthigkeit zur Insektenblüthigkeit, ein schliessliches Ueberwiegen der letzteren über die erstere, war nur möglich, wenn Staubgefässe und Stempel in derselben Blüthe vereinigt auftraten. Nur dadurch konnte die Möglichkeit der Fortpflanzung durch Selbstbefruchtung gewonnen, nur dadurch die Gefahr des Aussterbens beim Ausbleiben des Insektenbesuchs beseitigt werden. Ueberdiess ermöglichte die Vereinigung beider Geschlechter in derselben Blüthe auch eine Kreuzung durch nur dem Pollen nachgehende Insekten, also auch Insektenblüthigkeit honigloser Blumen.

Dass wir uns, um die Blumen als Producte natürlicher Entwicklung auffassen zu können, genöthigt sehen, ein Zwitterblüthigwerden ursprünglich getrenntgeschlechtiger Pflanzen anzunehmen, kann für keinen Sachkundigen auch nur das mindeste Bedenken gegen die Entwicklungslehre erregen. Denn es sind zahlreiche Thatsachen bekannt, die sich nicht anders als durch die Annahme einer mehr oder minder vollständigen Vererbung der von dem einen Geschlecht erworbenen Eigenschaften auf das andere Geschlecht erklären lassen. Man erinnere sich nur an die Sammelkörbchen der Hinterschienen bei den Hummeln, die, obwohl ausnahmslos nur von den entwickelten und geschlechtlich verkümmerten Weibchen (Königinnen und Arbeitern) in Anwendung gebracht und deshalb sicher ursprünglich auch nur bei diesen zur Ausprägung gelangt, doch bei verschiedenen Arten mehr oder weniger ausgeprägt auch bei den Männchen angetroffen werden [10], oder, um beim menschlichen Organismus stehen zu bleiben, an die Brustwarzen des männlichen Körpers. Unsere Annahme verlangt also nichts anderes, als gelegentliche Vererbung der in den männlichen Blüthen zur Ausprägung gelangten Staubgefässe auf die weiblichen, oder umgekehrt der in den weiblichen Blüthen zur Ausprägung gelangten Stempel auf die männlichen. Dass solche Vererbung thatsächlich zuweilen vorkommt, dafür will ich statt der allgemeinen Angabe, dass an getrenntgeschlechtigen Pflanzen bisweilen auch Zwitterblüthen gefunden werden, hier ein ganz bestimmtes, wie mir scheint völlig unzweideutiges Beispiel anführen, welches ich der brieflichen Mittheilung des Professor Hildebrand in Freiburg verdanke. Derselbe fand im Frühling 1867 an einer weiblichen Schwarzpappel an mehreren Kätzchen die 1—3 untersten Blüthen zwitterig (5, fig. 13). Das wohl entwickelte Pistill derselben war umgeben von 1—3 Staubgefässen mit schön rothen Antheren, die aber nicht aufzuspringen schienen und in welchen die Pollenkörner zum Theil Schläuche getrieben hatten. Wie so häufig bei der Uebertragung einer Eigenthümlichkeit auf das andere Geschlecht, waren also hier die vom Vater ererbten Staubgefässe der Pappelweibchen nicht zu voller Ausprägung gelangt, es fehlte aber doch nur ein ganz kleiner Schritt dazu. Und eben wie es neben Hummelmännchen mit unvollkommen entwickelten auch solche mit vollständig ausgeprägten Sammelkörbchen, neben Männern mit trocknen auch solche mit milchenden Brustwarzen giebt, kommen ohne Zweifel bei Pappeln oder anderen Pflanzen getrennten Geschlechtes auch weibliche Exemplare mit vollständig entwickelten und funktionsfähigen Staubgefässen in gewissen Blüthen vor.

Dem entsprechend finden wir die ungeheure Mehrzahl der Blumen zwitterblüthig, manche honiglos, die meisten im Nothfalle, bei ausbleibendem Insektenbesuche, sich selbst befruchtend, nur eine Minderzahl, welche für Anlockung von Insekten besonders günstig ausgerüstet ist und in Folge dessen regelmässig durch Vermittlung derselben gekreuzt wird, nachträglich wieder zur Getrenntgeschlechtigkeit zurückgekehrt oder sonstwie der Möglichkeit der Selbstbefruchtung wieder verlustig geworden.

Wenn nun auch blosses Klebrigwerden des Pollens und Zwittrigwerden der

Blüthen genügte, aus einem Windblüthler einen Insektenblüthler zu machen, so sind doch gewiss nur äusserst wenige, wenn überhaupt irgend welche auf diese Weise entstandenen Insektenblüthler oder Blumen bei diesen ersten Schritten der Umbildung stehen geblieben. Denn wenn von Generation zu Generation die aus Kreuzung hervorgehenden Nachkommen fruchtbarer und kräftiger waren als diejenigen aus Selbstbefruchtung, so musste jede zufällig auftretende Abänderung, welche den Insektenbesuch und mit ihm die Häufigkeit der Kreuzung steigerte, durch Naturauslese erhalten werden, und die ursprüngliche, seltener gekreuzt werdende Form, falls sie im Wettkampfe mit der neu entstandenen blieb, erlöschen. Und ein ähnlicher Wettkampf um die Besuche der Insekten, wie er zwischen den Abänderungen jeder insektenblüthig gewordenen Art unter sich und mit der Stammform von Anfang an nothwendiger Weise stattfand, musste sich mit der steigenden Zahl der Insektenblüthler sehr bald auch zwischen den gleichzeitig an demselben Orte blühenden verschiedenen Arten einstellen und mit verdoppelter Kraft zur Naturzüchtung solcher Blumenformen führen, welche durch hervorstechende Farbe oder angenehmen Duft oder wohlschmeckende Nahrung anziehend auf die Sinne der Kreuzungsvermittler wirken und dieselben zu häufigeren Besuchen veranlassen. Wie nun jede dieser Eigenthümlichkeiten unmittelbar steigernd auf den Insektenbesuch und mittelbar bestimmend auf die Naturzüchtung der Blumenformen eingewirkt hat und noch einwirkt, soll der nächste Gegenstand unserer Betrachtung sein.

Kapitel 7.
Wirkung gesteigerter Augenfälligkeit der Blumen.

Von den soeben genannten Eigenthümlichkeiten, welche nicht minder für unsere eigene sinnliche Auffassung als für diejenige der Insekten die Blumen in einen ebenso anmuthigen als charakteristischen Gegensatz zu den Windblüthlern setzen, dürfte als die ursprünglichste wol diejenige zu betrachten sein, welche sich bei den Insektenblüthlern in grösster Allgemeinheit vorfindet, das ist die von dem Grün des Laubes sich abhebende Farbe der Blüthenhüllen.

Woher stammen die bunten Farben der Blumen?

Wie über die Ursachen aller derjenigen Abänderungen, welche sich den Thieren und Pflanzen unter gewissen Lebensbedingungen nützlich erwiesen haben und durch Naturauslese zu dauernden Eigenthümlichkeiten ausgeprägt worden sind, so sind wir auch über die Ursachen des ersten Auftretens bunter Blumenfarben noch in vollständigem Dunkel. Die Thatsache jedoch, dass auch bei Nacktblüthlern und Windblüthlern zur Blüthezeit bisweilen lebhafte Farben hervortreten, ganz unabhängig von irgend welcher Beziehung zu irgend einem empfindenden Wesen, dass z. B. die gipfelständigen männlichen Blüthen des Stachelmooses (*Polytrichum*) und ebenso die weiblichen Blüthen der Lärche (*Larix*) und anderer Nadelhölzer sich schön hochroth färben [13], giebt der Vermuthung Raum, dass auch das erste Entstehen bunter Blumenfarben durch die während der Blüthezeit gesteigerten chemischen Vorgänge ursächlich bedingt gewesen sein kann, und dass möglicher Weise die ältesten zwitterblüthigen Blumen bereits von ihren getrenntgeschlechtigen windblüthigen Stammeltern gefärbte Blüthenhüllen ererbt haben, und nur die weitere Ausbildung ihrer Färbung und die Vergrösserung

ihrer Flächen, sobald sie als individuelle Abänderung auftrat, durch eine auf die Sinne der Insekten sich beziehende Naturzüchtung erhalten und befestigt worden ist.

Wie unwissend wir aber auch über die bewirkenden Ursachen des ersten Auftretens der bunten Blumenfarben, sowie des späteren Auftretens grösserer und lebhafter gefärbter Abänderungen der Blumenblätter sein mögen, über die Wirkung dieser Blütheneigenthümlichkeiten auf die Insektenbesuche, durch Vermittlung derselben auf die Kreuzung und durch den Vortheil der Kreuzung auf die Naturauslese der Pflanzen können wir durch die umfassende Vergleichung der uns umgebenden Pflanzen ein sicher begründetes Urtheil gewinnen.

Verzeichnet man nämlich bei verschiedenen gleich häufigen Pflanzen mit gleicher Blütheneinrichtung, die an denselben Orten gleichzeitig blühen und sich in ihren Blüthen nur durch verschiedene Grade der Augenfälligkeit unterscheiden, mehrere Jahre hindurch alle Insekten, die sich als Besucher auf denselben einfinden, so ergiebt sich mit voller Bestimmtheit, **dass die Reichlichkeit des Insektenbesuches sich unter übrigens gleichen Bedingungen in gleichem Verhältnisse mit der Augenfälligkeit der Blumen oder Blumengesellschaften steigert.**

So wurden z. B. im Laufe von fünf Sommern auf den grossen prächtig rosafarbnen Blumen von *Malva silvestris* 31, auf den viel kleineren blasseren Blumen der an denselben Stellen gleich häufig wachsenden *Malva rotundifolia* nur 4 verschiedene Besucher beobachtet. Auf 10 unserer gemeinsten Schirmpflanzen, die allgemein bekannt sind und von Jedem in Bezug auf die verschiedenen Grade ihrer Augenfälligkeit beurtheilt werden können, ergaben sich in demselben Zeitraum folgende Zahlen verschiedenartiger Besucher: *Heracleum Sphondylium* 118, *Aegopodium Podagraria* 104, *Anthriscus silvestris* 73, *Daucus Carota* 61, *Carum Carvi* 55, *Anethum graveolens* 46, *Sium latifolium* 32, *Angelica silvestris* 30, *Chaerophyllum temulum* 23, *Pimpinella Saxifraga* 23, Auf 10 unserer gewöhnlichsten *Compositen* ebenso: *Taraxacum officinale* 93, *Cirsium arvense* 88, *Achillea Millefolium* 87, *Chrysanthemum leucanthemum* 72, *Centaurea Jacea* 48, *Carduus acanthoides* 44, *Senecio Jacobaea* 40, *Picris hieracioides* 29, *Tanacetum vulgare* 27, *Eupatorium cannabinum* 18. — Wenn nun auch bei derartigen statistischen Feststellungen unvermeidliche Nebenumstände störend mitwirken, wenn es z. B. auch beim besten Willen kaum möglich ist, den Vergleichsobjekten genau gleiche Aufmerksamkeit zuzuwenden, oder genau gleich häufige oder bei den *Compositen* genau gleich zugängliche Blumen (mit gleich tief geborgenem Honig) auszuwählen, so lässt doch das Gesammtergebniss an der Richtigkeit des aufgestellten Satzes kaum einen Zweifel. Und fasst man eine Reihe von Jahren hindurch alle Blumen der Umgebung, die sich der Beobachtung darbieten, sowol in Bezug auf den Grad ihrer Augenfälligkeit als in Bezug auf die Reichlichkeit ihres Insektenbesuches ins Auge, indem man für jede derselben eine besondere Besucherliste anlegt und weiterführt, so erwachsen einem aus allen artenreichen Gattungen und gattungsreichen Familien neue Belege dieses Satzes.

Vergleicht man dann ferner verschiedene Abänderungen derselben Blumenart oder verschiedene Arten derselben Gattung, die sich ebensowol durch den Grad ihrer Augenfälligkeit als durch ihre Bestäubungseinrichtung unterscheiden, in diesen beiderlei Beziehungen, so ergiebt sich als allgemeine Regel, dass die augenfälligeren und deshalb von Insekten reichlicher besuchten Blumen vor den unscheinbareren und in Folge dessen spärlicher besuchten durch solche Eigenthümlichkeiten sich auszeichnen, welche bei eintretendem Insektenbesuche Kreuzung getrennter Stöcke wahrscheinlich oder unausbleiblich machen. Steigert sich in solchen Fällen die Häufigkeit besuchender Insekten in dem Grade, dass unter normalen Verhältnissen Kreuzung durch Vermittlung derselben gar nicht mehr ausbleibt, so geht nicht selten der Blume, indem sie sich nun ganz ausschliesslich dieser Kreuzungsvermittlung anpasst, die Möglichkeit der Selbstbefruchtung vollständig verloren. Je unscheinbarer dagegen eine Blume ist, und je spärlicher

sie in Folge dessen von Insekten besucht wird, um so mehr ist sie in der Regel durch ihre ganze Bestäubungseinrichtung geeignet, bei ausbleibendem Insektenbesuche sich durch Selbstbefruchtung fortzupflanzen, ohne dass ihr jedoch die Möglichkeit verloren geht, durch gelegentlichen Insektenbesuch eine Kreuzung mit getrennten Stöcken zu erfahren. Dieser enge Zusammenhang zwischen Augenfälligkeit und Befruchtungseinrichtung der Blumen lässt sich in unmerklichen Abstufungen von leichten Abänderungen und wohl unterschiedenen Varietäten bis zu scharf ausgeprägten Arten verfolgen.

Fälle dieser Art, welche bei leichten Abänderungen einer und derselben Blumenspecies auftreten, bieten z. B. *Lysimachia vulgaris* und *Euphrasia officinalis* dar. Von ersterer wächst auf sonnigen Plätzen eine augenfälligere Form mit grösseren, intensiver gefärbten Blüthenhüllen, die durch häufigen Insektenbesuch regelmässig Kreuzung erleidet und sich niemals oder nur ausnahmsweise selbst befruchtet, an schattigen Gräben dagegen eine unscheinbarere Form mit kleineren, blasseren, sich weniger weit auseinander breitenden Blüthenhüllen, die nur sehr spärlichen Insektenbesuch erfährt, dafür aber sich regelmässig selbst befruchtet. Beide Formen sind durch Zwischenstufen mit einander verbunden.

Von *Euphrasia officinalis* kann man allenthalben leicht gross- und kleinblumige Abänderungen beobachten, die sich bei übrigens gleicher Blütheneinrichtung ebenfalls nur durch vorwiegende Anpassung an Kreuzung oder Selbstbefruchtung unterscheiden. Bei beiderlei Abänderungen stehen die Antheren so im oberen Theile des Blütheneinganges, dass Insekten, welche ihren Kopf oder Rüssel in denselben hineinstecken, um den im Grunde der Blumenröhre geborgenen Honig zu erlangen, nicht umhin können, einen nach unten gerichteten dornförmigen Staubbeutelanhang anzustossen und dadurch einen Theil des losen glatten Blüthenstaubes aus den Staubbeuteln heraus zu schütteln, der nun gerade auf den eindringenden Kopf oder Rüssel fällt. Bei der grossblumigen Form aber ragt sogleich nach dem Aufblühen die Narbe so weit über die Staubgefässe hervor, dass ein mit Pollen bedeckter Kopf oder Rüssel, der in die Blüthe eindringt, unausbleiblich Pollen an die Narbe absetzen und Kreuzung bewirken muss, während die Möglichkeit der Selbstbefruchtung bis zuletzt ausgeschlossen bleibt. Bei der kleinblumigen Form dagegen biegt sich von Anfang an die Narbe unter die Staubgefässe und rückt später mitten zwischen dieselben, so dass zwar anfangs Kreuzung bei eintretendem Insektenbesuche begünstigt ist, in jedem Falle aber bei ausbleibendem Insektenbesuche Selbsbestäubung unausbleiblich erfolgen muss. Noch mehr als bei *Lysimachia vulgaris* sind hier die grossblumigsten und kleinblumigsten Formen durch alle möglichen Zwischenstufen verbunden.

Ein ausgezeichnetes Beispiel derselben Art, welches bei zwei scharf unterschiedenen Varietäten einer und derselben Blumenspecies auftritt, findet sich bei *Viola tricolor*.



Fig. 14. Gross- und kleinblumige Form des Stiefmütterchens.

1 Grosshüllige bunte Blume (*var. vulgaris*), gerade von vorne gesehen, stark verkleinert. 2 Oberster Theil des Fruchtknotens, Griffel (gr) und Narbenkopf (nk), von der Seite gesehen, 11 mal vergrössert. no Narbenöffnung, b Backenbart des Narbenkopfs, l Lippe der Narbenöffnung. 3 Narbenkopf nebst dem obersten Theile des Griffels und der Antheren, auf deren kragenförmigen Theil (kr) sich der Backenbart stützt. Ebenfalls 11 : 1. 4 Blüthe im Längsdurchschnitte, vergrössert, s Kelchblätter, sp Sporn. 5 Eines der beiden untern Staubgefässe mit dem als Nektarium fungirenden stabförmigen Staubfadenanhang. fi Staubfaden, n Nektarium, a Anthere oder Staubbeutel, kr Staubbeutelanhang. 6 Kleinhüllige weissgelbe Blume (*var. arvensis,*) von vorne gesehen. 7 oberster Theil des Fruchtknotens (ov),

Griffel (gr) und Narbenkopf, schräg von der Seite gesehen (11 : 1). 8 Desgl. von vorne gesehen. 9 Desgl. im Längsdurchschnitt. 10 Blüthe im Längsdurchschnitt.

Von diesem findet sich an Hecken, in Gärten und auf Aeckern sehr gewöhnlich eine Varietät mit kleinen gelblichen Blumen, die in Folge ihrer Unscheinbarkeit nur äusserst spärlich von Insekten besucht und gekreuzt wird, aber regelmässig und sehr bald Selbstbefruchtung erfährt, die von voller Fruchtbarkeit begleitet ist (*var. arvensis* fig. 6—10). Etwas seltener kommt, ebenfalls als Unkraut auf Aeckern, eine Varietät mit mehrmals grösseren, bunt gefärbten Blumenblättern vor (*var. vulgaris* fig. 1—5), deren grossblüthigste Formen wir als Stiefmütterchen in unseren Gärten züchten. Diese letztere wird auf sonnigen Aeckern von verschiedenen Bienen, besonders Hummeln so ausreichend besucht, dass sie die Möglichkeit der Selbstbefruchtung entbehren kann und in der That fast vollständig verloren hat. Es ist überraschend zu sehen, durch welche einfache Abänderung die Sicherung der Fremdbefruchtung einerseits, der Selbstbefruchtung andererseits hier erreicht worden ist. Bei beiden Formen enthält der hohe Sporn des untersten Blumenblattes (sp 4, 10, fig. 14) Honig, welcher von 2 stabförmigen Anhängen der beiden unteren Staubfäden (n, 5. fig. 14) abgesondert wird und die einzige Lockspeise bildet, welche Insekten (hauptsächlich Bienen, seltener Schmetterlinge und unsere langrüsseligste Schwebfliege, *(Rhingia)*, zu wiederholten Besuchen veranlasst. Da nun der Blütheneingang durch den kugeligen Narbenkopf ganz versperrt ist, so müssen die Besucher, um zu diesem Honig zu gelangen, ihren Rüssel dicht unter dem Narbenkopfe her in die Blüthe stecken und bis in den hohlen Sporn schieben. Indem sie dies aber thun, heben sie, da zwischen dem Narbenkopf und dem unteren Blumenblatt gar kein Zwischenraum frei ist, nothwendiger Weise den Narbenkopf und mit ihm den Griffel etwas in die Höhe, was durch die dünne und umgebogene Basis des Griffels ermöglicht wird. Der Griffel aber ist dicht umschlossen von den zu einem Hohlkegel vereinigten Antheren, auf deren Anhänge (kr 5, fig. 14) sich der Narbenkopf mit seinem Backenbarte wie auf einen steifen Kragen stützt (3, fig. 14). Wird daher von dem eindringenden Insektenrüssel der Narbenkopf gehoben, so wird durch diese Bewegung ein Theil des im Hohlkegel gesammelten Pollens aus dem unteren Ausschnitte des Kragens herausgeschüttelt und fällt zum Theil auf den Insektenrüssel, zum Theil in die Haare, welche die Mittellinie des unteren Blumenblattes hier bekleiden und sich auch ohne Insektenvermittlung mit aus dem Antherenkegel fallenden Pollenkörnern füllen. Beim Besuch der nächsten Blüthe bewirkt dann das Insekt, wenn es seinen Rüssel wieder unter den Narbenkopf hineinsteckt, Fremdbestäubung, da der auf seinen Rüssel gestreute und da haften gebliebene Blüthenstaub die Narbenöffnung nicht passiren kann, ohne zum Theil an oder in ihr festgehalten zu werden. So weit stimmen beiderlei Blüthen überein. Eine kleine Abänderung des Narbenkopfes aber bewirkt, dass bei der grossblumigen Varietät Selbstbestäubung kaum jemals erfolgen, bei der kleinblumigen kaum jemals ausbleiben kann. Denn bei der grossblumigen Varietät kehrt der Narbenkopf seine Oeffnung aus der Blüthe heraus und ist überdies auf der Unterseite der Oeffnung mit einem lippenförmigen Anhange versehen (l 2, 3, fig. 14), welcher dem eindringenden Insektenrüssel den Blüthenstaub abstreift, dagegen, wenn der Rüssel aus der Blüthe zurückgezogen wird, sich vor die Narbenöffnung legt und ein Hineingelangen des Pollens derselben Blüthe in diese Oeffnung verhindert. Bei der kleinblumigen Varietät dagegen kehrt der Narbenkopf seine Oeffnung in die Blüthe hinein, so dass regelmässig von selbst Pollen aus dem Antherenkegel in die Narbenöffnung fällt und zwar in der Regel schon während des Aufblühens oder kurze Zeit nach demselben. Die Lippe, welche unter solchen Umständen völlig nutzlos sein würde, fehlt hier. Fremdbefruchtung würde hier, bei so frei erfolgender Selbstbestäubung, auch bei häufig stattfindenden Insektenbesuchen nur höchst selten bewirkt werden können, wenn nicht, wie es in anderen Fällen durch directe Versuche festgestellt und daher auch hier wahrscheinlich ist, fremder Pollen, auch wenn er erst später auf die Narbe gelangt, die Wirkung des eigenen überwiegt oder ganz vernichtet.

Von leichten Abänderungen und scharf unterschiedenen Varietäten führen unmerkliche Zwischenstufen zu unzweifelhaft selbstständigen Arten. Solche Zwischenstufen werden mit gleichem Rechte von den einen Botanikern als Varietäten, von den andern als Arten betrachtet. In diesem Falle befinden sich die beiden auf unseren Wiesen nebeneinander vorkommenden Hahnenkammformen, welche von gewissen Botanikern als *Rhinanthus crista galli var. major*

und *minor*, von andern als *Rhinanthus major* und *Rhinanthus minor* bezeichnet werden. Sie stehen in ganz demselben Verhältnisse zu einander, wie die gross- und kleinblumigen Formen der bisher genannten Arten.

Beide unsere Hahnenkammformen werden von Hummeln besucht, welche nur zum Honig gelangen können, indem sie den Rüssel dicht unter den vereinigten Staubbeuteln in die Blüthe stecken, die Staubfäden auseinander zwängen und dadurch sich Blüthenstaub auf den Rüssel streuen, den sie in weiter besuchten Blüthen an den Narben abstreifen. Bei *Rhinanthus major* aber, der mit seinen augenfälligen Blüthen reichlichen Hummelbesuch an sich lockt, findet diese Kreuzungsvermittelung so häufig statt, dass Selbstbefruchtung gar nicht mehr in Anwendung kommt und thatsächlich auch gar nicht mehr möglich ist, da der Griffel gerade ausgestreckt bleibt und beständig weit über die Antheren hinausragt. Bei *Rh. minor* dagegen, dem nur spärlicher Hummelbesuch zu Theil wird, krümmt sich der Griffel regelmässig unter die Staubgefässe, die sich schliesslich etwas auseinander thun und die Narbe mit Pollen bestreuen.

Ein Beispiel zweier scharf gesonderter Arten, *species*, die in demselben Verhältnisse zu einander stehen, liefern *Malva silvestris* und *rotundifolia*. Beide haben im Ganzen dieselbe Blütheneinrichtung, indem bei beiden zu Anfang der Blüthezeit eine pyramidenförmig aufgethürmte Gruppe von Staubbeuteln die Mitte der Blüthe einnimmt und die noch unentwickelten zusammengelegten Narbenäste umschliesst, während später die frei hervortretenden, sich strahlig auseinanderbreitenden und zurückkrümmenden Narbenäste an ihre Stelle treten, so dass Insekten, welche den in 5 Grübchen zwischen der Basis je zweier Blumenblätter abgesonderten und durch Wimperhaare überdeckten Honig aufsuchen, in jüngeren Blüthen sich mit Blüthenstaub behaften, in älteren einen Theil desselben an den Narben haften lassen und so regelmässig Fremdbestäubung bewirken müssen. Während aber bei *Malva silvestris*, welche mit ihren viel grösseren und lebhafter gefärbten Blüthen die Aufmerksamkeit der Insekten wirksam auf sich zieht und sehr zahlreichen Besuch erhält, die freien Staubfadenenden, ehe die Narben zur Entfaltung kommen, sich soweit abwärts krümmen, dass sie Sichselbtbestäubung unmöglich machen, befruchtet *Malva rotundifolia*, welcher wegen ihrer viel kleineren blasseren Blumen nur spärlicher Insektenbesuch zu Theil wird, bei ausbleibendem Insektenbesuche sich regelmässig selbst, indem ihre Staubfäden soweit aufgerichtet bleiben, dass ihre mit Pollen bedeckten Staubbeutel von den sich immer stärker zurückkrümmenden Narbenästen auch mit der papillösen Seite vielfach berührt werden.

Manche Gattungen bieten in ihren Arten sogar eine ganze Reihe von Abstufungen einerseits der Augenfälligkeit der Blumen, andererseits der Anpassung derselben an Kreuzung oder Selbstbefruchtung dar, so z. B. *Polygonum* (H. MUELLER Befruchtung S. 174—179) und *Geranium* (S. 160—166.)

Diese Abhängigkeit der Reichlichkeit des Insektenbesuches von der Augenfälligkeit der Blumen und der Anpassung an ausschliessliche Kreuzung oder vorwiegende Selbstbefruchtung von der Reichlichkeit des Insektenbesuches ist nun für das Verständniss der Blumen von höchster Wichtigkeit. Denn einerseits können wir diese Abhängigkeit selbst uns in ihrem ursächlichen Zusammenhange leicht verständlich machen, andererseits aber durch sie das Verständniss mannigfacher weiterer Erscheinungen der Blumenwelt gewinnen.

In Bezug auf die ursächliche Bedingtheit des Insektenbesuches, welchen eine Blume erfährt, sind zwei entgegengesetzte Fälle denkbar, über deren thatsächliches Stattfinden nur directe Beobachtung entscheiden kann. Entweder fliegen die Insekten, durch die ererbte Gewohnheit geleitet, auf bestimmte Blumen und beköstigen sich ausschliesslich von diesen, wie viele Raupen nur von ganz bestimmten Pflanzenblättern sich ernähren. Oder sie suchen nach Blumennahrung frei umher und nehmen dieselbe, wo sie sie zu finden wissen. Die bisher gesammelten Beobachtungen ergeben bereits mit vollster Bestimmtheit, dass verhältnissmässig nur äussert wenige blumenbesuchende Insekten sich in dem ersteren Falle befinden, wie z. B. zwei Mauerbienen (*Osmia adunca* und *caementaria*), die

sich auf *Echium* und die *Yucca*motte (*Pronuba yuccasella*), die sich auf *Yucca* beschränkt. Die weitüberwiegende Mehrzahl der Blumenbesucher entnimmt ihren Nahrungsbedarf den verschiedensten Blumen, die sie frei umherfliegend aufsuchen. Da kann es denn gar nicht wol anders sein, als dass Blumen, die am meisten gesehen, auch am meisten besucht werden — sofern sie nicht etwa durch geringere Ausbeute einsichtige Besucher von sich abwenden, — dass also, unter übrigens gleichen Umständen, die Reichlichkeit des Insektenbesuchs sich in gleichem Verhältnisse mit der Augenfälligkeit steigert.

Der Einschränkung »unter übrigens gleichen Bedingungen« bedarf dieser Satz durchaus, da Wohlgeruch, Reichlichkeit und Wohlgeschmack des Honigs, sonnige oder schattige Lage des Standorts u. s. w. selbstverständlich in hohem Grade mitbedingend auf die Insektenbesuche einwirken. Ausserdem erleidet er eine wichtige Beschränkung einerseits durch die verschiedene Geschmacksrichtung, andrerseits durch den verschiedenen Grad von Unterscheidungsfähigkeit der verschiedenen Blumenbesucher. Durch abweichende Geschmacksrichtung, nicht nur in Bezug auf Gerüche, sondern auch in Bezug auf Farben sind namentlich Aas-, Fleisch-, Kothfliegen und andere Fäulnissstoffe liebende *Dipteren* ausgezeichnet, auf welche schmutzig gelbe, schwärzlich purpurne und fahlbläuliche Farben eine besondere Anziehung ausüben, ohne dass sie jedoch deshalb irgend welche anders gefärbte Blumen verschmähen. Anderen Blumenbesuchern scheinen diese Farben antipathisch oder wenigstens gleichgültig zu sein. Die Tagfalter Deutschlands und der Schweiz scheinen eine besondere Vorliebe für lebhaft rothe Farben zu haben, die jedoch auch auf andere Besucher recht anlockend wirken. Die bleichfarbigen Nachtblumen kommen hier nicht in Betracht, da sie eben nicht «unter übrigens gleichen Bedingungen» stehen. Sonstige einseitige Farbenbevorzugungen haben unter den blumenbesuchenden Insekten noch nicht festgestellt werden können. Käfer werden allerdings auf trübgelben Blumen nur verhältnissmässig selten, auf brennendgelbgefärbten verhältnissmässig häufig gefunden. Doch dürfte das lediglich ihrer niedrigen Anpassungsstufe, ihrer geringen Untersscheidungsfähigkeit für Blumen zuzuschreiben sein. In geradem Gegensatze dazu stehen gewisse Aderflügler (Schlupfwespen und Honigbienen), welche die ihnen dargebotene Honigspende auch trotz völlig mangelnder Reclame aufzufinden wissen, so dass gewisse Blumen (die weiterhin besprochenen *Listera* und *Trianospermum*) gerade durch Unscheinbarkeit das grosse Heer der dummeren Insekten von sich fern zu halten und diesen einsichtigeren den Genuss des Honigs und die Leistung der Kreuzungsvermittlung zu überlassen vermocht haben.

Alle diese Ausnahmen zusammengenommen bilden aber eine sehr unbedeutende Zahl gegenüber denjenigen Blumen, welche der oben aufgestellten Regel folgen.

Was sodann die Anpassungen der Blumen an ausschliessliche Kreuzung oder vorwiegende Selbstbefruchtung betrifft, so ergiebt sich aus den von Ch. Darwin ermittelten Wirkungen der Kreuzung und Selbstbefruchtung mit Nothwendigkeit, dass sie durch die Reichlichkeit des Insektenbesuches bedingt sein müssen.

Denn da für die Pflanzen Kreuzung vortheilhafter ist als Selbstbefruchtung, so mussten, falls es an ausreichendem Besuche der Kreuzungsvermittler nicht fehlte, durch Naturzüchtung solche Abänderungen zu dauernden Eigenthümlichkeiten ausgeprägt werden, welche bei eintretendem Insektenbesuche Kreuzung unausbleiblich machten, gleichgültig ob dadurch die Möglichkeit der Selbstbefruchtung verloren ging oder nicht. Und da bei ausbleibender Kreuzung eine Art nur durch Selbtsbefruchtung sich fortzuerhalten vermag, Selbstbefruchtung also in diesem Falle von unmittelbarster und durchgreifendster Wichtigkeit ist, so mussten bei unzureichendem Insektenbesuch durch Naturzüchtung solche Abänderungen als dauernde Eigenthümlichkeiten ausgeprägt werden, welche bei ausbleibendem Insektenbesuche Selbstbefruchtung unausbleiblich machen. Wenn aber, wie es noch immer als höchst wahrscheinlich angenommen werden muss, die Möglichkeit, sich durch Selbstbefruchtung fortzupflanzen, doch nur eine beschränkte ist, wenn dauerndes Fortleben gelegentliche, wenn auch vielleicht erst nach langen Zwischenräumen einmal erfolgende Kreuzung mit getrennten Stöcken durchaus erheischt, so konnte auch bei engster Anpassung an regelmässige Selbstbefruchtung die Möglichkeit der Kreuzung durch gelegentlich doch einmal sich einfindenden Insektenbesuch durch Naturauslese niemals ganz beseitigt werden.

Es ist uns also sowol die Abhängigkeit der Reichlichkeit des Insektenbesuches von der Augenfälligkeit der Blumen, als die Abhängigkeit der besonderen Bestäubungseinrichtung der Blumen von der Reichlichkeit des Insektenbesuches in ihrem ursächlichen Zusammenhange wohl verständlich. Diese Abhängigkeit aber giebt uns den Schlüssel zum Verständnisse zahlreicher weiterer Erscheinungen der Blumenwelt.

Zunächst erklärt sie uns den auffallenden Unterschied zwischen der Zapfenform ursprünglicher Windblüthen (wie z. B. der Nadelhölzer) und der von einem Kreise bunter Blätter umschlossenen Form einfachster Insektenblüthen (wie z. B. des Hahnenfuss, Fig. 1, Seite 4).

Traten beim oder nach dem Uebergange der ursprünglichen zapfenförmigen Windblüthen zur Insektenblüthigkeit grössere und intensiver gefärbte Blüthenhüllblätter auf, so mussten dieselben, da sie den Insektenbesuch steigerten und häufigere Kreuzung veranlassten, durch Naturauslese erhalten werden. Zugleich aber machten sie die bei den Windblüthen zur Ermöglichung der Kreuzung, nach ihrem ersten Uebergange zur Insektenblüthigkeit noch zur Bemerkbarmachung nothwendige kolossale Menge von Staubgefässen überflüssig und veranlassten Reduction derselben auf eine beschränkte Zahl. Ebenso wurde, in dem Maasse als die Grösse der buntgefärbten Blätter sich steigerte, ihre grosse Zahl überflüssig, und sie mussten durch Naturzüchtung auf einen einfachen Kreis reducirt werden.

Sodann giebt sie uns über die stufenweise Steigerung der Grösse und Augenfälligkeit der Blumen befriedigenden Aufschluss, welche uns beim Ueberblick über die Blüthen irgend eines umfassenden Zweiges der Metaspermen oder Nachsamenpflanzen entgegentritt.

Wenn, wie gezeigt worden ist, die den Insekten am meisten in die Augen fallenden und am meisten gefallenden Blumen am häufigsten von ihnen besucht und gekreuzt werden und dadurch im Wettkampf mit unscheinbareren oder den Blumenbesuchern weniger gefallenden Abänderungen Sieger bleiben, so müssen ja die Insekten durch die Blumenauswahl, welche sie treffen, von jeher gerade ebenso als unbewusste Blumenzüchter gewirkt haben, wie wir Menschen als unbewusste Blumenzüchter wirken, wenn wir uns gefallende Blumen vermehren und uns missfallende verkommen lassen [25]. Es ist sogar im Ganzen eine grosse Aehnlichkeit der Geschmacksrichtungen zwischen diesen beiden Klassen von unbewussten Blumenzüchtern, und in Folge dessen eine grosse Aehnlichkeit zwischen ihren Züchtungsproducten ganz unverkennbar. Die Insekten haben sich aus kleinen schmucklosen Windblüthen Blumen mit grossen, lebhaft gefärbten Blättern gezüchtet. Wir haben von ihren Züchtungsproducten die uns am besten gefallenden als unsere besonderen Lieblinge ausgewählt und in Bezug auf Grösse sowie auf Pracht und Mannigfaltigkeit der Farben in gleichem Sinne weiter gezüchtet.

Nicht minder wird uns die Differenzirung vieler Blumengesellschaften in grosshüllige Randblüthen und kleinhüllige innere Blüthen durch den reichlicheren Insektenbesuch verständlich, welchen die erhöhte Augenfälligkeit der Blüthengesellschaft zur Folge hat.

Allbekannte Beispiele dieser Art liefern die *Compositen* und unter ihnen ganz besonders die *Senecioniden (Bellis, Chrysanthemum* u. s. w.) die *Umbelliferen (Scandix, Orlaya* u. a.) *Viburnum Opulus* und *Teesdalia nudicaulis.*

Auch die auf den ersten Blick sehr befremdliche Thatsache, dass manche Blumen nach dem Verblühen lebhafter gefärbt sind als während der Blüthezeit, erklärt sich aus dem Vortheile, welchen die ganze Blumengesellschaft von gesteigerter Insektenanlockung hat.

Bei *Weigelia rosea* sind die aussen rosenfarbenen Blumen innen weiss; erst nach dem Verblühen der Staubgefässe und Narben färbt sich auch ihre Innenseite rosenroth, und die Blumen bleiben in diesem Zustande noch längere Zeit frisch. Bei *Ribes sanguineum* sind während der Blüthezeit der Staubgefässe und Narben die Blumenblätter rein weiss; nach dem Verblühen der-

selben färben sie sich immer dunkler rosenroth, auch der Kelch wird intensiver carminroth. Bei *Ribes aureum* färben sich die zur Blüthezeit der Staubgefässe und Narben hellgelben Blumenblätter nach dem Verblühen derselben, von den Spitzen aus nach abwärts fortschreitend, carminroth, auch fahren die Blüthen fort zu duften [40]. Bei *Fumaria capreolata var. pallidiflora* werden die während des Blühens der Staubgefässe und Narben wagrecht stehenden und weissgefärbten Blumen nach dem Verblühen derselben carminroth und etwas abwärts geneigt [41]. Bei einer *Lantaan* Südbrasiliens, deren Blüthen drei Tage dauern, sind dieselben am ersten Tage gelb, am zweiten orange, am dritten purpurn gefärbt [42]. In allen diesen Fällen wird die Bemerkbarkeit der ganzen Blumengesellschaft dadurch, dass die einzelne Blume nach dem Verblühen der Staubgefässe und Narben noch längere Zeit frisch bleibt, weiter duftet und sich sogar intensiver färbt, sehr erheblich gesteigert; es wird ihr in Folge dessen reichlicherer Insektenbesuch zu Theil, und die Gefahr, dass die Besucher lange vergeblich herumprobiren könnten, ehe sie zwischen den alten die jungen Blüthen herausfänden, wird gleichzeitig durch die intensivere Farbe der ersteren beseitigt, welche einsichtigere Besucher rasch als Kennzeichen des Verblühtseins benutzen lernen. In der That sind alle diese Blumen einsichtigeren Kreuzungsvermittlern angepasst, (die 4 erstgenannten nämlich Bienen, *Lantana* Tagfaltern) und man sieht dieselben fast nur junge Blüthen mit noch funktionsfähigen Geschlechtsorganen besuchen.

In wirkamster Weise steigern manche Pflanzen die Augenfälligkeit ihrer Blüthen durch eine Eigenthümlichkeit, die bis vor Kurzem völlig unbemerkt geblieben zu sein scheint, und hier vielleicht zum ersten Male öffentliche Erwähnung findet, dadurch nämlich, dass sie nicht gleichmässig Tag für Tag blühen, sondern ihre Blumenentfaltung auf einzelne Tage concentriren. Auch diese Eigenschaft lässt sich aus dem gesteigerten Insektenbesuche, der aus der gesteigerten Augenfälligkeit folgt, als durch Naturauslese erworben, erklären.

Mein Bruder FRITZ MÜLLER beobachtete diese bemerkenswerthe Eigenthümlichkeit an mehreren Eintagsblumen, am genauesten aber verfolgte er sie an einer *Cypella (Irideen)*, von deren massenhaften Blumen er am oberen Itajahy oft an einem Tage den Weg meilenweit geschmückt sah, während er am nächsten Tage von derselben bisweilen nicht eine einzige Blüthe fand. Um diese auffallende Erscheinung näher festzustellen, zeichnete er vom 24. Nov. bis zum 31. Dec. 1877 die Zahl der in seinem Garten blühenden Blumen auf und bekam so folgendes Verzeichniss: $^{24}/_{11}$: über 40 Blumen; $^{25}/_{11}$: 1 Blume; $^{28}/_{11}$: 5; $^{3}/_{12}$ 4; $^{4}/_{12}$: 5; $^{5}/_{12}$: 47: $^{12}/_{12}$: 4; $^{13}/_{12}$: über 40; $^{14}/_{12}$: über 40; $^{15}/_{12}$: 15; $^{16}/_{12}$: 33; $^{18}/_{12}$: 3; $^{20}/_{12}$: 3; $^{21}/_{12}$: 1; $^{22}/_{12}$: 19; $^{24}/_{12}$: 4; $^{26}/_{12}$: 5; $^{30}/_{12}$: 369!; $^{31}/_{12}$: 4.

Am $^{30}/_{12}$ blühten oft 2, 3, ja bis 7 Blumen an demselben Blüthenstande, natürlich von verschiedenem Alter, die älteren hatten Tage lang gewartet; andere schienen ihre Entfaltung beschleunigt zu haben; die verschiedene Länge der Fruchtknoten, denen ebenso verschiedene Dicke entsprach, so wie die bei den älteren dunkelgrüne, bei den jüngeren bleiche, mehr gelbliche Farbe, verrieth ausser der Stellung das verschiedene Alter. F. M. mass die Länge der Fruchtknoten bei 14 ohne Wahl gepflückten Blüthenständen mit 50 Blumen. Die durch + verbundenen gehören demselben Blüthenstande, die eingeklammerten demselben Aste des Blüthenstandes an; die Länge betrug in Millimetern: (10 + 10), (12 + 10), (8 + 10), (10 + 10), (11 + 10), (10 + 9), (9 + 10 + 10), 13 + (13 + 10), (12 + 10) + (13 + 11), (11 + 9) + (9 + 10), (10 + 9 + 12) + (10 + 8), (11 + 12) + (10 + 8) + (12 + 10), 10 + (8 + 10) + (8 + 11) + 9, (11 + 10) + (13 + 13) + 12 + (12 + 13).

Durchschnittliche Länge 10,44 mm.

»Welche Umstände,« schreibt mein Bruder, »diese Art des Blühens bedingen, ist mir noch völlig unklar: am 30/12. war ein ungewöhnlich heisser, sonniger Tag; aber ähnliche Tage haben wir ohne *Cypella*blumen gehabt, die in wieder andern Fällen bei Regen sich entfaltet haben. Der Tag selbst, an dem sie blühen, hat überhaupt nichts damit zu thun, da sie schon am Tag vorher aus der Blüthenscheide hervortreten.«

Aus der Abhängigkeit der Anpassung an Kreuzung oder Selbstbefruchtung von der Reichlichkeit des Insektenbesuches aber und damit mittelbar von der

Augenfälligkeit der Blumen lassen sich mancherlei Formen von Blüthendimorphismus und Polymorphismus erklären, welche mit verschiedenen Grössen der gefärbten Blüthenhüllen in Verbindung stehen.

(Wir werden dieselben im 16. Kapitel in Betracht ziehen.)

Kapitel 8.

Steigerung des Insektenbesuches durch Gerüche und dargebotene Genussmittel oder nutzbare Stoffe.

Wenn Windblüthler dadurch zur Insektenblüthigkeit übergingen, dass ihre Blüthen zwittrig, ihre Pollenkörner klebrig wurden, so waren es, so lange nicht Honigabsonderung und gefärbte Blüthenhüllen hinzutraten, zunächst die Pollenkörner, welche Insekten anlockten und zu wiederholten Besuchen veranlassten. Diese übernahmen also, ausser ihrer ursprünglichen Funktion als Befruchtungskörper, noch eine zweite und dritte, nämlich die, als Erkennungszeichen und als Lockspeise für die Kreuzungsvermittler zu dienen. Aber gewiss nur sehr wenige, wenn überhaupt irgend welche Insektenblüthler, haben den Wettkampf mit einer immer steigenden Zahl von Mitbewerbern mit so einfacher Ausrüstung auf die Dauer aushalten können; bei allen oder fast allen ist eine Theilung der Arbeit und damit eine vollkommnere Leistung der einzelnen Dienste eingetreten. Nicht nur hat den Dienst, auf die Augen der Kreuzungsvermittler anziehend einzuwirken, in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle, wie wir bereits gesehen haben, statt der Staubgefässe ein Kreis hervorstechend gefärbter Blüthenhüllblätter übernommen, der sich in der Regel zu einer ansehnlichen Fläche erweitert hat. Neben oder statt der Augenfälligkeit haben sich bei vielen Blumen Düfte ausgebildet, die, weithin sich ausbreitend, auf die Nasen und den Appetit der Kreuzungsvermittler angenehm einwirken und dieselben aus der Nähe weit mächtiger als blosse Farben aus der Ferne herbeilocken. Auch des Dienstes als Lockspeise ist der Blüthenstaub bei den meisten Blumen theilweise oder gänzlich enthoben worden. Es haben sich besondere Lockspeisen ausgebildet, die ausschliesslich diesen Lebensdienst zu leisten haben: bisweilen fleischige Auswüchse auf den Blumenblättern, die gegessen werden, (*Cephalanthera*) oder ein Mehl von losen essbaren Zellen (wie in der Unterlippe der brasilianischen *Orchidee* (*Polystachya*), bisweilen im Zellgewebe eingeschlossener Saft, der erbohrt und gesaugt wird (wie im Sporn von *Orchis mascula, morio* u. s. w.), in der Regel jedoch eine von dem einen oder anderen Blüthentheile frei abgesonderte, meist zuckersüsse Flüssigkeit, der sogenannte Nektar oder Honig.

Dass diese besonderen Düfte und Lockspeisen eine viel spätere Errungenschaft der Blumen sind, als augenfällige Blüthenhüllen, geht aus ihrer viel weniger allgemeinen Verbreitung hervor. Selbst Honig, nebst Pollen die verbreitetste Lockspeise, fehlt zahlreichen Blumen und wird nicht selten, selbst innerhalb derselben Familie, von verschiedenen Blumen an ganz verschiedenen Blüthentheilen abgesondert. Die Blüthen der *Ranunculaceen* z. B. (vgl. fig. 31 im 18. Kapitel) sind bald honiglos, bald sondern bei ihnen die Kelchblätter, bald die Blumenblätter, bald die Staubgefässe, bald endlich die Stempel Honig ab, ein sicherer Beweis jedenfalls, dass von den *Ranunculaceen* die Honigabsonderung erst erworben worden ist, nachdem sich der gemeinsame Stamm dieser Familie bereits in verschiedene Zweige gespalten hatte.

Dass die Blumen mit diesen ursprünglich nicht vorhandenen, sondern erst im weiteren Verlaufe ihrer Entwicklung neu hinzugetretenen Ausrüstungen, nament-

lich mit Duft und Honig, in Bezug auf Steigerung des Insektenbesuches in der That weit mehr leisten als mit blosser Augenfälligkeit als Erkennungszeichen und mit blossem Blüthenstaube als Lockspeise, giebt sich beim Vergleiche des Insektenbesuches übrigens gleich eingerichteter, in Bezug auf diese Ausrüstungen aber verschiedener Arten in unzweideutiger Weise zu erkennen.

a) Wirkung des Duftes: Wer auf einem Blumenbeete Veilchen (*Viola odorata*) und Stiefmütterchen (*V. tricolor*) neben einander und gleichzeitig in Blüthe hat, die sich, bei annähernd gleicher Blütheneinrichtung durch Augenfälligkeit und Wohlgeruch auffallend unterscheiden, kann sich an sonnigen Frühlingstagen leicht überzeugen, dass das lieblich duftende Veilchen viel häufiger von Insekten (besonders Bienen) besucht wird als das viel mehr in die Augen fallende, aber geruchlose Stiefmütterchen. Ein gleicher Unterschied findet zwischen der chokoladenähnlich gewürzhaft duftenden Feldwinde (*Convolvulus arvensis*) und der weit grösseren, augenfälligeren, aber geruchlosen Zaunwinde (*C. sepium*) statt. Da die erstere nicht selten am Fusse derselben Hecken blüht, über welche gleichzeitig die letztere ihre grossen weissen Blumen emporhebt, so kann sich auch an diesem Beispiele ein Jeder leicht von der bedeutenderen Wirkung des Blumenduftes auf Steigerung des Insektenbesuchs überzeugen.

b) Wirkung des Honigs: Auf den beiden honiglosen *Spiraea*arten *filipendula* und *Aruncus* wurden im Verlaufe von fünf Sommern nur 15 verschiedene Besucherarten beobachtet, auf den drei honighaltigen *salicifolia, ulmifolia* und *sorbifolia* in derselben Zeit und in denselben Gärten 98.

Jedoch besteht auch die Wirkung des Blumenduftes, und wahrscheinlich auch des Blumenhonigs, ebenso wie die der Blumenfarben, nicht immer bloss in gesteigerter Anlockung aller möglichen, sondern in manchen Fällen in vorwiegender oder ausschliesslicher Anlockung gewisser und gleichzeitiger Abstossung anderer Blumenbesucher. Das gilt insbesondere von den nach Koth (*Crataegus Oxyacantha*), Aas (*Stapelia*), faulendem Urin (*Arum*) und sonstigen Fäulnissstoffen riechenden Blumen, welche nur oder hauptsächlich fäulnissstoffliebende Insekten (*Dipteren*) anziehen, andere anekeln und zurückschrecken.

Nach den bis jetzt vorliegenden Beobachtungen scheint indess die verschiedene Wirkung desselben Blumengeruchs (und wol auch Honiggeschmacks) auf verschiedene Besucher mehr auf verschiedenen Graden von Feinfühligkeit als auf verschiedenen Geschmacksrichtungen gleich feinfühliger Blumenbesucher zu beruhen. Es sind wenigstens bisher keine Fälle derart bekannt geworden, dass z. B. die eine Blumenart das Insekt A anzöge und B abstiesse, die andere dagegen B anzöge und A abstiesse. Vielmehr beschränken sich zwar gewisse Insekten bei ihren Blumenbesuchen auf die auch für uns feinsten Gerüche (z. B. die niedliche stachellose brasilianische Honigbiene *Trigona Jaty*, die ich einige Monate lebend in Lippstadt hatte, nach meines Bruders Fritz Müller und meinen eigenen Beobachtungen auf Orangen, Rosen u. dgl.; ähnlich, wie mir scheint, mehrere alpine Tagfalter); andere Insekten aber, die sich eben so häufig oder noch häufiger auf uns weniger lieblich duftenden Blumen finden, verschmähen deshalb durchaus nicht die Lieblingsgerüche der ersteren. Sie sind überhaupt nur weniger wählerisch, also wol weniger feinfühlig. Am deutlichsten zeigt sich dies bei Aas- und Kothfliegen u. dgl., die zwar die Liebhaberei an Ekelgerüchen vor allen andern Blumenbesuchern voraus haben, aber ebenso auch die diesen sympathischen Blumen recht gern besuchen. Eine gewisse Verschiedenheit der Geschmacksrichtungen auf gleicher Anpassungshöhe stehender Blumenbesucher kann jedoch kaum in Abrede gestellt werden, da bei freier Auswahl verschiedene Tagfalter sowol als auch verschiedene gleich langrüsselige Bienen verschiedenen Blumen den Vorzug geben.

Ausserdem ist, wie in Bezug auf die Farben bereits im vorigen Kapitel angedeutet wurde, die verhältnissmässige Wirkung der drei genannten Anlockungsmittel (Augenfälligkeit, Duft und Honig) auf verschiedene Besucher je nach ihrem Bildungsgrade eine sehr verschiedene. Dumme, unausgebildete Blumenbesucher folgen dem äusseren Scheine und lassen sich durch auffallende Farben und Gerüche sehr wiederholt auch auf solche Blumen locken, die ihnen gar keinen Vor-

theil gewähren (Vgl. *Cypripedium*, Kap. 11, und *Melampyrum arvense*, Kap. 20). Die einsichtigsten Besucher dagegen wissen auch aller Anlockung aus der Ferne entbehrende honigreiche Blumen aufzufinden und besuchen solche viel reichlicher als weithin sich bemerkbar machende honiglose. Manchen honigreichen Blumen dient daher gerade ihre Unscheinbarkeit und Geruchlosigkeit zur Fernhaltung der unnützeren dümmeren Gäste.

Mein Bruder FRITZ MÜLLER beobachtete am Itajahy in Südbrasilien eine im März blühende *Cucurbitacee (Trianosperma)*, deren zahllose Blüthen geruchlos, grünlich und ganz unansehnlich und noch dazu zum grössten Theil unter dem Laube der Pflanze versteckt sind, aber doch eine ganz besondere Anziehungskraft auf Bienen zu haben scheinen. Es summt und brummt an diesen Pflanzen den ganzen Tag; besonders ist es *Apis mellifica*, die sich hier einfindet, und neben ihr zwei *Meliponen*, *Gurupú* und *Mandaçaia* [7].

Die aus irgend welchem Blumentheile abgesonderte Lockspeise ist zwar in der Regel eine zuckersüsse Flüssigkeit, die als Honig bezeichnet werden kann; in manchen Fällen hat sie jedoch eine ganz andere Beschaffenheit.

Die Bananenblüthen sondern z. B. in grosser Menge eine wenig süsse Gallert ab, die man kaum Honig nennen kann, und die in Südbrasilien häufig von ganzen Schwärmen einer stachellosen Honigbiene, *Trigona ruficrus*, besucht wird [7].

Es sind überdies nicht immer gerade Lockspeisen, durch welche Insekten zu wiederholtem Besuche derselben Blumenart veranlasst werden. Bisweilen suchen sie in denselben Obdach, bisweilen Stoffe, die sie zu ihrem Nestbau verwenden können, bisweilen endlich benutzen sie die Blumen als Brutstätten für die Entwicklung ihrer eigenen Nachkommenschaft.

a) Obdach. In den Blüthenglocken unserer *Campanula*arten nehmen zahlreiche Bienenarten Nachts und bei Regen, aber auch sonst oft, Herberge, besonders *Cilissa haemarrhoidalis F.*, *Andrena Coitana K.* u. *Halictoides dentiventris Nyl.* In den Blüthen von *Arum maculatum* suchen winzige Schmetterlingsmücken *(Psychoda)*, in denen von *Aristolochia Clematidis* winzige Fliegen und Mücken, in denen von *A. Sipho* etwas grössere Fliegen einen schützenden Schlupfwinkel.

b) Stoffe zum Nestbau. Eine Biene, *Anthocopa papaveris*, kleidet ihre Bruthöhlen mit Blumenblättern des Mohns aus. Eine brasilianische Blume, *Dalechampia (Euphorbiaceae)*, bietet ihren Kreuzungsvermittlern Harz dar, welches diese einsammeln und beim Nestbau verwenden.

Die männlichen und weiblichen Blüthen dieser Pflanze sind von einer gemeinschaftlichen Hülle umschlossen, und zur Seite der männlichen Blüthen steht eine dicht gedrängte Gruppe von Schuppen, die ein zähes klebriges fadenziehendes Harz absondern. Dieses veranlasst (vermuthlich) die in Brasilien in so zahlreichen Arten vertretenen stachellosen Honigbienen, *Melipona* und *Trigona*arten, welche mit Eifer dergleichen Stoffe eintragen, zum Besuche der *Dalechampia*blüthen [7].

Fig. 15. Eine Blume, die ihre Kreuzungsvermittler durch dargebotenes Harz anlockt.
Dalechampia (Euphorbiaceae).



A Blüthenstand nach Entfernung eines der beiden inneren Deckblätter. Die vier äusseren Deckblätter sind grün, die beiden inneren weisslich, ihre Adern und die kurzen Haare des Randes dunkelgrün. Man sieht im Vordergrunde 3 weibliche Blüthen; dahinter den männlichen Blüthenstand mit 7 Blüthen, 4 als Knospen, 2 blühend, die mittelste schon abgefallen. — Jede weibliche Blüthe ist von einer mehrblättrigen mit Drüsenhaaren besetzten Hülle umgeben, auch der Griffel und die trichterförmige Narbe sind grün. B Weibliche Blüthe, 1 mit, 2 ohne Hülle. C Männlicher Blüthenstand von der A entgegengesetzten

Seite aus gesehen. Die (5) Blätter der Blüthenhülle sind grün; die Staubfäden unten zu einem gemeinsamen Stiele verwachsen, ein blumenkohlähnliches weisses Köpfchen bildend. Auf jeder der beiden grossen Drüsen liegt ein Tropfen farblosen wasserhellen Harzes, das bei leichtem Auftupfen dem Finger nicht anhaftet, bei stärkerem anklebt und sich in einen langen Faden auszieht. Diese Klebdrüse dient zugleich zum Anlocken; ihr freies Ende, dem der gewölbte, stark lichtbrechende Klebstoffklumpen aufsitzt, ist zur Blüthezeit (wenigstens bei einer Art) gelb, und so leuchtet der Klebstoff weit hin, wie eine Glasperle auf goldenem Grunde. Eines der beiden weisslichen, grün geaderten Deckblätter steht nach oben, an seinem Grunde sitzt die Klebdrüse, dann folgen die männlichen, dann die weiblichen Blüthen, dann abwärts gerichtet das zweite Deckblatt. D Die Harzdrüse, 1 von oben, 2 im Längsschnitt mit dem Harztropfen darüber. Die Drüse ist dottergelb, von 10 dicht an einander liegenden Blättern gebildet, von denen das innerste, den männlichen Blüthen zugewendet, das grösste ist.

c) Die Blumen als Brutstätten. Die *Yucca*motte legt in die Ovarien der *Yucca*blüthen, gewisse Gallwespen legen in die Ovarien der *Ficus*arten ihre Eier, wie im 20. Kapitel eingehender mitgetheilt wird.

Kapitel 9.

Durchführung der Arbeitstheilung zwischen Blüthenstaub und sonstigen Lockspeisen.

Da, wie wir im vorigen Kapitel gesehen haben, Honig als Lockspeise der Kreuzungsvermittler den Blumen so vorzügliche Dienste leistet, so kann es auf den ersten Blick auffallend erscheinen, dass er nicht bei allen höher entwickelten Blumen diesen Dienst allein übernommen hat, wodurch die Pollenkörner ihrem ursprünglich alleinigen Dienste als Befruchtungskörper wieder ganz zurückgegeben sein würden. Die Durchführung dieser Art von Arbeistheilung hat aber einerseits ihre sehr grossen Schwierigkeiten; denn sie ist nur möglich, wenn der auf Narben anderer Stöcke zu übertragende Pollen den übertragenden Insekten so angeheftet wird, dass sie denselben weder für sich selbst als Nahrungsmittel in Beschlag nehmen, noch beim Hin- und Herfliegen und Kriechen abstreifen oder verlieren können und ihn doch unweigerlich auf die Narben anderer Stöcke absetzen müssen. Andererseits ist sie in vielen Fällen mit einem gewissen Nachtheil verbunden; denn viele Insekten, welche neben dem Honig auch Pollen nöthig haben, suchen am liebsten natürlich solche Blumen auf, welche ihnen beides zugleich gewähren. Daher ist diese Art von Arbeitstheilung nur bei einer Minderzahl von Blumen zur Ausprägung gelangt. Diese stellen aber, indem sie die eben bezeichneten Bedingungen durch einen mehr oder weniger sicher wirkenden Mechanismus erfüllen, zum Theil so überraschende Züchtungsprodukte der Naturauslese dar, dass es wol der Mühe werth ist, wenigstens mit einigen derselben uns bekannt zu machen.

Völlig vermieden haben natürlich den angedeuteten Nachtheil dieser Arbeitstheilung diejenigen Blumen, welche sich einseitig der Kreuzungsvermittlung Pollen verschmähender, ausschliesslich anderen Lockspeisen nachgehenden Insekten angepasst haben. Bei solchen Blumen konnte sich offenbar, da schon das Nahrungsbedürfniss der Kreuzungsvermittler die Arbeitstheilung zwischen Pollen und sonstigen Lockspeisen herstellt, um so leichter ein Mechanismus ausbilden, der sicheres Anheften der gesammten Pollenmenge an den Besucher und Uebertragung eines hinreichenden Theils derselben durch diesen an die Narben getrennter Stöcke herbeiführt. Wir wollen von den mannigfachen Einrichtungen

dieser Art, welche in verschiedenen Familien in verschiedenster Weise zur Ausprägung gelangt sind, wenigstens zwei der überraschendsten hier anführen.

Bei einer brasilianischen *Rubiacee* (*Posoqueria fragrans*) wird den besuchenden Schwärmern in jungfräulichen Blüthen der Pollen mit Federkraft auf den Rüssel geschleudert und zugleich die Blumenthüre vor der Nase zugeschlossen; in älteren Blüthen wird ihnen der Genuss des Honigs gestattet, aber nicht ohne die Gegenleistung der Kreuzungsvermittelung.

Posoqueria fragrans (Fritz Müller) [15] ist ein Strauch mit weissen, herrlich duftenden Blüthen, die sich durch abendliches Blühen und 11—14 cm lange Blumenröhren als langrüsseligen Schwärmern angepasst kennzeichnen. Aber auch diese (z. B. *Sphinx rustica* L. mit 15 cm. langem Rüssel) können nicht ohne Weiteres zu dem im Grunde der Röhre geborgenen Honig gelangen. Denn die Staubbeutel sind zu einem schräg abwärts gerichteten eiförmigen Knopfe vereint, welcher den schon vor dem Oeffnen der Blüthe ausgetretenen Blüthenstaub als lose zusammenhängende Masse umschliesst, und die Staubfäden besitzen eine derartige Federspannung, dass sie, von dem nach der Blumenthüre strebenden Schwärmerrüssel an einer bestimmten Stelle berührt, mit grosser Kraft auseinander schnellen und die oben bezeichneten Wirkungen äussern. Der untere Staubfaden schnellt nämlich nach oben, schleudert den lose zusammenhangenden Pollen an den Schwärmerrüssel (und zwar mit einer Anfangsgeschwindigkeit von etwa 3 Meter in der Secunde, mit einem Winkel von etwa 50^0 mit der Richtung der Blumenröhre) und verschliesst zugleich den Eingang der Blumenröhre, vor welche er selbst zu liegen kommt, die seitlichen Staubfäden schnellen, paarweise vereinigt bleibend, nach beiden Seiten auseinander. Der Schwärmer muss also von jeder zum erstenmale besuchten Blüthe unverrichteter Sache abziehen. Da sich aber nach etwa 12 Stunden der in die Höhe geschnellte Staubfaden wieder herabbiegt und die Thür zum Honige wieder öffnet, so wird ein Schwärmer, nachdem er das Losschnellen einer oder einiger eben aufgeblühten Blumen veranlasst hat, sobald er an ältere, bereits in der vorhergehenden Nacht abgeschossene Blumen gelangt, an diesen durch reiche Honigernte für seinen Schreck entschädigt, und bewirkt hier, indem er seinen bestäubten Rüssel in den Blüthengrund senkt und an der in der Mitte der Röhre sitzenden Narbe vorbei streift, Befruchtung, und zwar, da er durch das Losschiessen des Blüthenstaubes erschreckt, jedesmal sofort zu einem anderen Stocke schwebt, unfehlbar Kreuzung.

Aber macht nicht ein so vollkommen und präcis wirkender Mechanismus vielmehr den Eindruck, die gelungene Ausführung eines vorher ausgedachten Planes, als das Ergebniss stetig unbewusst wirkender Naturauslese zu sein? Die Pflanze selbst gibt auf diese nahe liegende Frage eine unzweideutige Antwort. Von ihren weissen, stark duftenden Blumen, deren lange Blumenröhren nur von langrüsseligen Schwärmern ausgebeutet und befruchtet werden können, öffnen sich zwar die meisten gegen Abend, allein eine nicht unbeträchtliche Zahl auch zu verschiedenen Zeiten des Tages, bisweilen selbst am frühen Morgen, und diese werden dann von Tagesinsekten losgeschossen, natürlich ohne der Befruchtung zu dienen.

Nach der Selectionstheorie ist die unvollkommene Ausprägung des der Pflanze jetzt allein vortheilhaften abendlichen Aufblühens leicht erklärlich, da sie, nach ihren Verwandten zu schliessen, von Tagblumen abstammen muss. Mit der Voraussetzung eines vorgefassten Schöpfungsplanes dagegen ist diese Thatsache, da sie eine unvollkommene Ausführung desselben beweisen würde, kaum vereinbar.

Bei dem in unseren Büschen und Wäldern nicht seltenen Zweiblatt (*Listera ovata*) werden in jungfräulichen Blüthen die Staubkölbchen den besuchenden Schlupfwespen auf die Stirne gekittet. In zum zweiten Male besuchten Blüthen älterer Stöcke wird dann der Blüthenstaub dieser Staubkölbchen von dem Insekte packetchenweise auf die Narben abgesetzt.

Listera ovata bietet zwar auf der Mittellinie ihrer lang herabhängenden zweitheiligen Unterlippe völlig offenen, allen Insekten ohne Weiteres zugänglichen Honig dar. Sie macht sich aber mit ihren unscheinbaren, geruchlosen Blüthen im Schatten der Gebüsche, wo sie zu wachsen

pflegt, so wenig bemerkbar, dass sie von den meisten derselben vollständig übersehen wird. Von den einsichtigeren Blumenbesuchern, welche trotzdem den Honig aufzufinden im Stande sein würden, sind überdies die Sonne liebenden Grabwespen und Bienen durch die Natur des Standortes fast vollständig ausgeschlossen. So bleiben denn als Kreuzungsvermittler fast ausschliesslich Schlupfwespen übrig, welche durch ihre Gewohnheit, nach anzubohrenden und mit einem Ei zu belegenden Insekten unermüdlich umherzusuchen, eine bedeutende Fertigkeit im Aufspüren erlangt haben. Diese fliegen nun an den *Listera*blüthen regelmässig am unteren Ende der Honigrinne an, lecken dieselbe, aufwärts schreitend, vom unteren bis zum oberen Ende aus und stossen, wenn sie damit fertig sind, und den bis dahin in die Rinne gebückten Kopf erheben, in noch nicht besuchten Blüthen unvermeidlich an die etwas vorspringende vordere Kante eines blattartig gestalteten Klebstoffbehälters, des sogenannten Schnäbelchens (*rostellum*), welches aus dem einen Lappen der dreitheiligen Narbe entstanden ist.

Fig. 16. *Listera ovata.*



1 Vollständige Blüthe gerade von vorn gesehen; die schräg stehende Narbenfläche st erscheint verkürzt. 2 Blüthe nach Hinwegschneidung aller Kelchblätter und der beiden oberen Blumenblätter, von der Seite gesehen. 3 Dieselbe, nachdem soeben eine Schlupfwespe die Staubkölbchen entfernt hat. 4 Die Schlupfwespe mit den auf die Stirne gekitteten Staubkölbchen. 5 Blüthe (mit abgestutzten Kelch- und Blumenblättern) von vorne und unten gesehen, so dass die Narbe sich in ihrer ganzen Fläche zeigt. Stärker vergrössert. ov Fruchtknoten, ss Kelchblätter, pp Blumenblätter, p' Unterlippe, c die aus der Verwachsung der Staubgefässe und des Stempels gebildete Säule, st Narbe, r der Klebstoffbehälter, das Schnäbelchen (*rostellum*), kl Klebstoff, a Anthere, po Staubkölbchen (*pollinium*), n Nektarium.

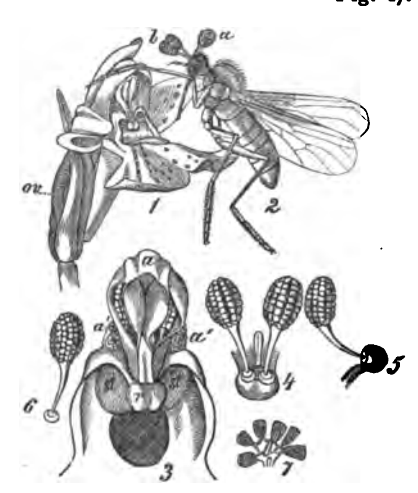
So wie diese Kante von der Stirne der Schlupfwespe berührt wird quillt ein weisser zäher Tropfen aus ihr hervor, der die Spitzen der Staubkölbchen (Blüthenstaubmassen) erreicht und, augenblicklich erhärtend, der Stirne des verdutzten Insektes ankittet. Für den Augenblick erschreckt durch diese unerwartete Behaftung seiner Stirne fliegt es weg und setzt sich nach kurzem Umhersuchen an das untere Ende einer andern noch mit Honig gefüllten Rinne, in der Regel an einem andern Pflanzenstocke. Ist die Blüthe, an die es hier anfliegt, ihrer Staubkölbchen bereits beraubt, so hat sich während der Zeit, welche die Rinne der Unterlippe nöthig hatte, um sich von neuem mit Honig zu füllen, auch das blattförmige Schnäbelchen, welches während des ersten Anstosses und des Heraustretens eines Kitttropfens sich nach vorn neigte und die Narbe zum Theil versperrte, wieder aufgerichtet und die Narbe frei zugänglich gemacht, so dass das am oberen Ende der Rinne anlangende Insekt nun ebenso unvermeidlich mit den Staubkölbchen gegen die Narbe stösst und dieselbe mit einem Theile des Pollens behaftet [16].

In dem letzterwähnten Falle würden die Kreuzungsvermittler, auch wenn sie keine Pollenverächter wären, sich doch kaum der auf ihre Stirn gekitteten Pollenmassen bemächtigen können. Und so sind denn in der That in derselben Familie der Orchideen auch pollenbedürftige Insekten nicht selten in ganz ähnlicher Weise wie bei *Listera* pollenverschmähende in den Liebesbotendienst der Blumen gespannt worden, ohne von den Blüthenstaubmassen, die sie übertragen müssen, auch nur ein einziges Körnchen für sich selbst benutzen zu können. Unsere gewöhnlichsten Wiesenorchideen (*Orchis mascula*, *morio* und *latifolia*) kitten in solcher Weise den doch so gern Pollen sammelnden Bienen und Hummeln, unsere mehr in Waldlichtungen vorkommende *O. maculata* kittet ausser diesen auch pollenfressenden Schwebfliegen und pollenverschmähenden Schnepfenfliegen

(*Empis*) die Staubkölbchen zur Uebertragung auf getrennte Stöcke an den Kopf — noch dazu für sehr spärlichen Botenlohn! Denn diese Blumen enthalten in ihrem hohlen Sporne nicht einmal Honig, sondern die Kreuzungsvermittler müssen sich mit dem in der fleischigen Spornwand eingeschlossenen Safte begnügen, welchen die Fliegen mit ihren zu steifen Borsten umgebildeten, von der rinnigen Unterlippe umfassten Mundtheilen, die Bienen und Hummeln mit ihren zusammengelegten Kieferladen erbohren [17].



Fig. 17. Orchis maculata.



1 Vollständige Blüthe, schräg von rechts und von vorne gesehen. 2 Eine Schnepfenfliege (*Empis livida*) mit auf die Augen gekitteten Staubkölbchen, a ursprüngliche Lage der Staubkölbchen, b nach erfolgter Drehung. 3 Blüthe nach Entfernung aller Kelch- und Blumenblätter. o Oeffnung, die in den hohlen Sporn führt, r *rostellum*, Schnäbelchen oder Klebstofftäschchen, a Anthere, in 2 vorn der Länge nach offen spaltende Taschen getheilt, a'a' die zu nutzlosen Ueberresten verkümmerten beiden seitlichen Antheren, 4 Das Klebstofftäschen und die beiden mit den Fusspunkten ihrer Stiele ihm aufsitzenden Staubkölbchen. Die zarte Haut, welche den Klebstoff umschliesst, ist durch gelinden Druck zerspalten in die etwas abwärts gedrückte Unterlippe und zwei kreisförmige, unten mit einem Klebstoffballen behaftete Läppchen, denen die Stiele der Staubkölbchen aufsitzen. 5 Durchschnitt durch eine Seite des Klebstofftäschchens mit dem daraufsitzenden Staubkölbchen. Man sieht aus dieser Figur, dass das Häutchen, dem das Staubkölbchen aufsitzt, der Blüthe zugekehrt und dadurch vor Verdunstung geschützt ist. Herausgezogen und der Luft ausgesetzt, trocknet es ein und veranlasst dadurch die Staubkölbchen, sich um etwa 90 Grad nach vorne zu drehen (Vgl. a und b in 2, Fig. 17). 6 Einzelnes Staubkölbchen mit seinem Klebscheibchen. 7 Einige der zahlreichen durch elastische Fäden mit einander verbundenen Pollenpacketchen, aus denen ein einzelnes Staubkölbchen zusammengesetzt ist (4—7 nach DARWIN).

Die vorstehende Abbildung veranschaulicht uns die Kreuzungsvermittelung der *Orchis maculata* durch einen ihrer häufigeren Besuche, die schmutziggelbe Schnepfenfliege, *Empis livida*. Dieser kitten sich, während sie die Innenwand des hohlen Spornes anbohrt und ansaugt, die Staubkölbchen gerade auf die Augen, wo sie in Folge der Nacktheit derselben am besten festhaften. Ehe dann die Fliege zu einem anderen Stocke geflogen ist, haben sich die aufgekitteten Staubkölbchen so nach vorn gedreht (von a bis b, 2. fig. 17), dass sie nun in den nächstbesuchten Blüthen gegen die Narben (st) gestossen werden und dieselben mit Pollen behaften.

Fliegt *Empis livida* auf die als Anflug- und Standfläche bequem sich darbietende Unterlippe (und steckt ihren Rüssel in den hohlen Sporn, um die Wand desselben anzubohren, so stösst sie dabei unvermeidlich mit ihrem kleinen, fast ganz von den beiden grossen Augen bedeckten Kopfe gegen das über dem Sporneingang herabhängende kugelige Klebstofftäschchen, schiebt den unteren Theil (die Unterlippe) desselben etwas nach unten und drückt sich die Unterseiten der beiden Klebscheibchen auf die Augen. Zieht sie sich dann wieder aus der Blüthe zurück (2, fig. 17), so nimmt sie die beiden ihren Augen fest aufgekitteten Klebscheibchen, und da die Staubkölbchen diesen fest aufsitzen, auch diese als aufrecht stehenden Kopfschmuck mit sich. Kaum aber hat sie die Blüthe verlassen, so beginnen in Folge des Eintrocknens der Klebscheibchen die Staubkölbchen sich nach unten und vorn zu drehen, bis sie gerade nach vorn

vom Kopfe abstehen. Und wenn nun die Schnepfenfliege an eine Blüthe eines anderen Stockes anfliegt und hier wieder ihren Rüssel in den hohlen Sporn steckt, so stösst sie unvermeidlich die Staubkölbchen gegen die beiden Narben. Zieht sie sich nach Anbohren und Ansaugen der Spornwand auch aus der zweiten Blüthe zurück, so bleiben die mit der klebrigen Narbe in Berührung gebrachten Pollenpacketchen so fest an derselben haften, dass die sie mit anderen Pollenpacketchen zu einem Staubkölbchen verbindenden Fäden zerrissen werden und die Narbe mit fremdem Pollen belegt bleibt. Jede später besuchte Blüthe wird nun, wie leicht ersichtlich, in gleicher Weise des Vortheils der Kreuzung theilhaftig.

Noch einseitiger zu Gunsten der Blumen und zu Ungunsten der Insekten hat sich bei einer der schönsten unserer *Orchideen*, dem Frauenschuh, *Cypripedium Calceolus*, das Verhältniss gegenseitiger Dienstleistung ausgebildet. Denn hier wirken die Blumen als verführerische Bienenfallen, in die sich gewisse wenig intelligente Grabbienen (Arten der Gattung *Andrena*) immer von neuem hineinlocken lassen, um den hier gar nicht unbeschwerlichen Dienst der Kreuzungsvermittelung zu übernehmen, ohne selbst irgend einen wirklichen Vortheil davon zu haben.

Sobald nämlich eine solche Grabbiene sich durch die bunte Farbe und den süssen Wohlgeruch in die holzschuhförmige Unterlippe hat hineinlocken lassen, findet sie sich enttäuscht, da ihr ausser den bisweilen mit winzigen Tröpfchen besetzten Haaren, welche den Boden derselben bekleiden, nichts geboten wird. Nach einigem Lecken und Kauen an diesen Haaren will sie wieder fort, fühlt sich aber gefangen, und macht nun vergebliche Anstrengungen, die übergewölbten Wände ihres Gefängnisses zu ersteigen und durch die Eingangsöffnung wieder herauszukommen. Endlich bemerkt sie, dass ihr Gefängniss auch noch zwei kleine Hinterthüren hat, durch welche sich vielleicht heraussteigen lässt, die beiden kleinen Oeffnungen, durch welche zu beiden Seiten der Basis der Unterlippe Licht in dieselbe fällt; sie kriecht also unter der Narbe hindurch dahin und zwängt sich mit gewaltiger Anstrengung und in der Regel erst nach mehreren vergeblichen Versuchen durch eine dieser Oeffnungen heraus, wobei sie sich unvermeidlich eine Vorderecke ihres Halsschildes mit dem schmierigen Pollen derjenigen Anthere behaftet, unter welcher sie sich hervorzwängt.

Wenig gewitzigt durch die Erfolglosigkeit ihres Zeit- und Kraftaufwandes, lässt sie sich von der nächsten Blume zu neuem Hineinfall verführen, wobei sie natürlich für sich selbst nicht mehr erreicht als in der ersten, aber unter der Narbe hindurchkriechend diese mit fremdem Pollen behaftet und sich wieder aus einer der beiden kleinen Oeffnungen herauszwängend neuen Pollen zur Kreuzung der nächsten Blume mitnimmt.

Die soeben gegebenen Andeutungen der Blütheneinrichtungen von *Listera, Orchis* und *Cypripedium* sollen weniger dazu dienen, von den wunderbar vollkommenen Anpassungen dieser Orchideen eine ausreichende Vorstellung zu geben, als zur Lectüre jenes bahnbrechenden Meisterwerkes über die Orchideen [18] anzuregen, durch welches Charles Darwin 1862 die von Sprengel so erfolgreich eröffneten Blumenforschungen ihrer unverdienten 70jährigen Vergessenheit entrissen und unter Mitwirkung seiner Selectionstheorie zu höheren Leistungen neu belebt hat.

Wir haben uns durch den Reiz dieser Beispiele verleiten lassen, von den untersten Stufen der Blumenentwicklung, die wir in ihrer natürlichen Aufeinanderfolge zu begreifen bemüht waren, mit einem Male zu den höchsten Leistungen der Naturzüchtung auf diesem Gebiete überzuspringen, und müssen deshalb den geneigten Leser bitten, dieses 9. Kapitel als eine mit dem Vorhergehenden nur in loserem Zusammenhange stehende Einschaltung zu betrachten und das folgende 10. in Gedanken unmittelbar an das 8. anzuknüpfen.

Kapitel 10.

Schutzmittel der Blumen. Beschränkung des allgemeinen Insektenzutrittes.

Im 7. und 8. Kapitel haben wir gesehen, wie die Entwicklung grosser, lebhaft gefärbter Blumenblätter, angenehmer Düfte und besonderer Lockspeisen den Insektenbesuch steigern und die anfangs bloss ermöglichte Kreuzung wahrscheinlicher machen musste. Aber gleichzeitig mit diesem Vortheil bringen die genannten Blumeneigenthümlichkeiten unvermeidlich auch gewisse Gefahren mit sich, die nur durch Ausbildung besonderer Schutzmittel und Beschränkungen überwunden werden können. Denn einerseits kann es kaum ausbleiben, dass dieselben Farben, Gerüche und Genussmittel, welche die als Kreuzungsvermittler nützlichen Insekten anziehen, ausser diesen auch mancherlei andere Thiere herbeilocken, und unter denselben auch solche, welche die Befruchtungsorgane oder die ganzen Blüthen wegfressen und so den Fortbestand der Art mit Vernichtung bedrohen. Andererseits sind die offen dargebotenen Lockspeisen, welche den in der Luft umherfliegenden Insekten am leichtesten in die Augen fallen, offenbar auch den Unbilden der Witterung, besonders des Regens, am meisten ausgesetzt. Beim Auftreten geeigneter Abänderungen mussten daher durch Naturauslese besondere Schutzmittel gegen die verderblichen Einwirkungen sowohl der feindlichen Thiere als des Wetters zur Ausprägung gelangen.

Unvermeidlich wirken solche Schutzmittel schon für sich allein vielfach beschränkend auf den allgemeinen Insektenzutritt ein, indem z. B. gegen Regen geborgener Honig in der Regel auch den Augen ungeübter Blumenbesucher entzogen ist. Ausserdem aber musste der Vortheil gesicherter Kreuzung naturnothwendig noch weitere Beschränkungen der Blumen auf engere Besucherkreise herbeiführen. Denn so lange Insekten der allerverschiedensten Grösse, Körperform und Bewegungsweise gleichzeitig als Kreuzungsvermittler eingeladen werden, bleibt es natürlich unmöglich, dass sich solche Blüthengestaltungen ausbilden, die jeden Besucher nöthigen, Pollen auf Narben anderer Stöcke zu übertragen; die Kreuzung bleibt daher selbst bei reichlichem Insektenbesuche mehr oder weniger eine Sache des Zufalls. Nur durch Anpassung an eine bestimmte Insektenform mit Ausschluss der übrigen wird es den Blumen möglich, von jedem dieser Form angehörigen Besucher Kreuzungsvermittlung zu erlangen. Als weitere Schritte der Blumenentwicklung haben wir daher 1) die Ausbildung von Schutzmitteln gegen feindliche Thiere und gegen Wetterungunst und 2) die Beschränkung des allgemeinen Insektenzutrittes und den stufenweisen Uebergang zur Anpassung an immer engere Besucherkreise ins Auge zu fassen; doch wird sich die letztere Betrachtung der Natur der Sache nach nur zum Theil von der ersteren trennen lassen.

Die Schutzmittel der Blüthen gegen feindliche Thiere hat kürzlich Professor Kerner in einer besonderen, mit zahlreichen schönen Abbildungen ausgestatteten Abhandlung [19] zusammengestellt, der wir die nächstfolgenden Angaben grösstentheils verdanken. Gegen Wiederkäuer und andere abweidende Säugethiere sind die Blumen zahlreicher Pflanzen (z. B. der Königskerze, der Schafgarbe) durch besondere Stoffe in dem Grade geschützt, dass sie von ihnen unberührt bleiben, wenn auch die Laubblätter derselben Pflanzen abgeweidet werden. Nicht selten scheinen dieselben ätherischen Oele für die weidenden Thiere als Abschreckungs- und gleichzeitig für die Kreuzungsvermittler als Anlockungsstoffe zu wirken (z. B.

bei Maiblümchen, Veilchen, *Gymnadenia odoratissima* u. a.). Weit schlimmer noch als von diesen wenigen grossen sind die Blumen von einem ganzen Heere mannigfacher kleiner Feinde bedroht. Schnecken und Raupen würden vermuthlich in unzähligen Fällen alle zarten Blüthentheile mit Stumpf und Stiel wegfressen, wenn nicht Stacheln, spitze Zähne und feste stechende Borsten sie vom Aufkriechen zu den Blüthen abhielten. Nur in diesen sehr gewöhnlich ausgebildeten Schutzmitteln ist daher der Grund zu suchen, weshalb man jene sonst so häufigen Thiere verhältnissmässig selten als verderbenbringende Gäste auf den Blumen antrifft. Die Stellung der genannten Schutzwaffen ist in der Regel derart, dass sie mit ihren Spitzen den aufwärtskriechenden Thieren entgegen starren. Da nun diese jede Berührung ihres weichen, leicht verletzbaren Körpers mit den Spitzen der Borsten und Stacheln sorgfältig zu vermeiden suchen, so treten sie, an einer solchen Schutzwehr angelangt, in der Regel ohne weiteres den Rückweg an. Die ebenfalls weichen, flügellosen Blattläuse, welche so häufig, in Massen zusammengedrängt, an krautigen Stengeln, an der Unterseite von Blättern, an Stielen der Blüthenstände und Blüthen das saftreiche Gewebe ansaugen, werden in den Blüthen selbst nur äusserst selten getroffen, gewiss ebenfalls wieder nur darum, weil ihnen der Zugang zu denselben durch besondere Schutzmittel verwehrt ist. Wollige oder spinnenwebige Haare, Borsten und kleine Stacheln an den Blättern, Stengeln, Blüthenstielen oder Kelchen, über welche die Blattläuse kriechen müssten, um zu den Blüthen selbst zu gelangen, halten sie nach KERNER in wirksamster Weise von denselben zurück. Auch die honigbegierigen Ameisen sind, da sie, anstatt von Blüthe zu Blüthe, von Stock zu Stock zu laufen, viel mehr die Gewohnheit haben, sich andauernd an demselben Nektarium festzusetzen, nicht nur für die Vermittlung der Kreuzung meist völlig nutzlos, sondern als Honigräuber geradezu schädlich. Sie werden aber nicht selten durch förmliche Leimspindeln, welche die blüthentragenden Stengel umgeben, vom Zutritte zu den Blüthen gänzlich ferngehalten, so z. B. bei der bekannten Pechnelke *(Lychnis Viscaria)* und zahlreichen andern Pflanzen derselben Familie. Ausser den Ameisen bleiben auch zahlreiche andere kleine Insekten, wie z. B. Zwergschlupfwespen, winzige Fliegen und Käfer, welche theils an die Stengel anfliegen, theils an denselben in die Höhe laufen, an diesen Leimspindeln kleben. Dieselbe Wirkung haben die namentlich an den Kelchen und Blüthenstielen häufigen, aber auch an Stengeln und Blättern nicht eben selten vorkommenden Drüsenhaare mittelst der von ihnen abgesonderten Klebstoffe. Bei anderen Pflanzen bilden die gegenständigen Blattpaare, indem sie mit ihren unteren Theilen um den Stengel herum zusammenwachsen, Becken, die sich bei jedem Regengusse mit Wasser füllen, in welchem dann zahlreiche kleine ankriechende und anfliegende Insekten ihren Tod finden.

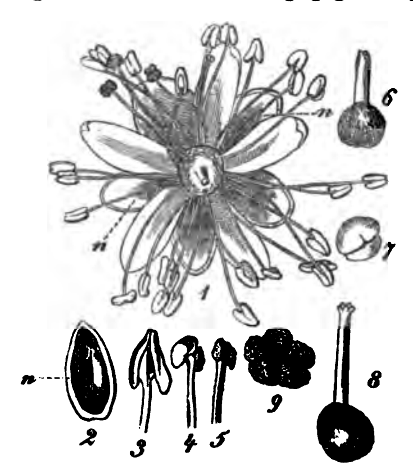
Diess ist z. B. bei *Dipsacus laciniatus*, *Gentiana lutea* und *punctata* der Fall. Es unterliegt wol kaum einem Zweifel, dass unter den so klebenbleibenden und ertrinkenden Insekten zahlreiche sind, welche sonst in die Blumen gelangen und den Honig derselben, ohne Nutzen für die Pflanze, wegnaschen würden. In allen denjenigen Fällen aber, in denen die Weichtheile derselben von den Pflanzen verdaut werden, ist die Zufuhr stickstoffhaltiger Nahrung wahrscheinlich der hauptsächlichste Vortheil, welcher die Ausprägung solcher insektentödtenden Vorrichtungen bedingt hat.

Nicht minder allgemein verbreitet als Schutzmittel gegen feindliche Thiere finden sich bei den Blumen besondere Schutzmittel des Honigs gegen Regen. Nur verhältnissmässig wenige bieten ihren Honig so völlig offen dar, dass er vom

Regen unmittelbar getroffen und weggespült werden kann, wie z. B. die Schirmpflanzen (fig. 19), bei welchen ein dem Fruchtknoten aufsitzendes breites fleischiges Kissen, das die Mitte der offnen Blüthe einnimmt, sich mit Honigtröpfchen oder mit einer flachen adhärirenden Honigschicht bedeckt und nicht bloss den kurzrüsseligsten Insekten, sondern auch dem Regen schutzlos ausgesetzt bleibt.

Bei anderen, wie z. B. der Linde (fig. 18) ist der Honig zwar ebenfalls völlig offen und allen, auch den kurzrüsseligsten Insekten frei zugänglich geblieben, aber gegen den Regen durch einfache Umkehrung der Blume vollständig geschützt.

Fig. 18. Durch Umkehrung gegen Regen geschützte Blume der Linde. *(Tilia europaea).*



1 Blüthe im ersten, männlichen Entwicklungszustande, gerade von unten gesehen. 2 Kelchblatt von der Innenseite, n Nektar. 3 Staubgefäss, noch nicht aufgesprungen. 4 Staubgefäss, halb aufgesprungen. 5 Staubgefäss, ganz aufgesprungen. 6 Stempel der im ersten Zustande befindlichen Blüthe, von der Seite gesehen, Narbe, noch nicht entwickelt. 7 Narbe desselben, von oben gesehen. 8 Stempel einer im zweiten Zustande befindlichen Blüthe, Narbe entwickelt. 9 Narbe desselben, von oben gesehen, stärker vergrössert.

In der Regel dagegen liegt diese werthvolle Lockspeise hinter schützenden Vorsprüngen, Haaren u. dgl., hinter einer »**Saftdecke**« *(Sprengel)* [20], geborgen und ist so nicht nur den Augen und Mäulern der kurzrüsseligsten und dümmsten Insekten und gleichzeitig dem Zutritte des Regens entzogen, sondern kann sich natürlich auch in einer besonderen Vertiefung oder einem Behälter, »**Safthalter**« *(Sprengel)*, in viel reichlicherer Menge ansammeln, als es bei offener Lage möglich ist. Durch diese reichlichere Ansammlung des Honigs werden dann natürlich die langrüsseligeren, zur Kreuzungsvermittelung brauchbareren Insekten, denen er allein erhalten bleibt, zu um so emsigerem Besuche angelockt — vorausgesetzt natürlich, dass sie ihn noch eben so rasch zu finden wissen. Läge er derart versteckt, dass seine Aufsuchung selbst den einsichtigeren Besuchern einen unverhältnissmässig grossen Zeitverlust bereitete, oder gar unauffindbar wäre, so ginge damit der ganze Vortheil der Honigbergung verloren oder würde der Pflanze sogar zu entschiedenem Nachtheil. Naturauslese, die ja immer nur dem Inhaber vortheilhafte Eigenthümlichkeiten zu erhalten vermag, hat daher eine Bergung des Honigs immer nur gleichzeitig mit einem von aussen sichtbaren Erkennungszeichen desselben, mit einem »**Saftmal**« *(Sprengel)*, zur Ausprägung bringen können. Saftdecke und Saftmal sind unzertrennbar zusammengehörige Ausrüstungen, wie man sich leicht an alltäglichen Beispielen deutlich machen kann.

Beim Vergissmeinnicht *(Myosotis palustris)* z. B., an welchem CHR. C. SPRENGEL 1788 zuerst auf die Bedeutung des Saftmales aufmerksam wurde, wird der im Grunde des Blumenkronenröhrchens enthaltene Honig oder Saft durch fünf von aussen nach innen eingestülpte täschchenförmige Verengungen des Blütheneinganges, die hier als Saftdecke fungiren, nicht nur gegen Regen geschützt, sondern auch so versteckt, dass man von aussen nichts von ihm sehen kann. Aber »der gelbe Ring, welcher die Oeffnung der Kronenröhre umgiebt und von der himmelblauen Farbe des Kronensaumes so schön absticht, zeigt den Insekten den Weg zum Safthalter.«

Beim gemeinen Ehrenpreis, *Veronica Chamaedrys,* (fig. 24) dienen als Schutzdecke des in dem kurzen Röhrchen enthaltenen Saftes Härchen, die von der Innenwand des Röhrchens nach innen

wagerecht über das Safttröpfchen hinweggehen, als Saftmal nicht nur ein weisser Ring, der inmitten des blauen Saumes den Eingang des Röhrchens umschliesst, sondern überdies dunkle blaue Linien, welche vom Rande her nach dem weissen Ringe hin zusammenlaufen.

Einen besonders wirksamen Schutz aller zarten Theile gegen Regen und Kälte gewährt vielen Blumen die Fähigkeit, sich je nach der Licht- und Wärmemenge, welche auf sie einwirkt, zu öffnen oder zu schliessen.

Alltägliche Beispiele dieser Art von Schutzmitteln bieten die grossen rosenrothen Blumen von *Malva silvestris* dar, die nicht nur des Abends, sondern auch am Tage bei eintretendem kalten und trüben Wetter die Blumenblätter aufrichten und zusammendrehen, bei warmem Sonnenschein dagegen so weit als möglich auseinanderbreiten. Nicht minder der Löwenzahn *(Taraxacum officinale)*, der seine weit über hundert zu der geschlossenen Gesellschaft eines Blüthenkörbchens vereinigten Blüthen bei sonnigem Wetter zu einer grossen brennend gelben Scheibe auseinanderbreitet und der Sonne zukehrt, Nachts und bei trübem Wetter aber so weit zusammenschliesst, dass nur die grünen Körbchenhüllblätter und die schwärzlichen Aussenseiten der Fahnen der äussersten Blüthen sichtbar bleiben.

In den meisten Fällen mag es vielleicht die Einwirkung des Lichtes sein, welche das Sichöffnen und Sichschliessen der Blumen und Blumengesellschaften veranlasst. In manchen Fällen ist es unzweifelhaft die Einwirkung der Wärme, wie folgende Beobachtung beweist. Am 16. Juli 1874 nahm ich vom Piz Umbrail blühende Rasen von *Gentiana bavarica var. imbricata* und von *G. verna* mit in mein Quartier auf der Quarta Cantoniera des Stilfser Jochs und setzte sie auf einem Teller mit Wasser in das Fenster meines Schlafzimmers. Am anderen Morgen $4^1/_2$ Uhr waren die Blüthen von *G. bavarica* schon geöffnet (die von *G. verna* noch geschlossen). Ich setzte den Teller nun vor das Fenster, wo die Lichtintensität mindestens eben so gross, die Temperatur aber weit niedriger war. Alsbald begannen alle geöffneten Blüthen sich zuzudrehen. Nachdem sie sich völlig geschlossen hatten, brachte ich sie in das Zimmer zurück und sie öffneten sich wieder. Bis zu meiner Abreise $6^1/_2$ Uhr (also binnen zwei Stunden) sah ich sie zwei bis dreimal sich schliessen und wieder öffnen. Von *Gentiana verna*, die auf demselben Teller stand, hatte sich während dieser ganzen Zeit keine einzige Blüthe geöffnet. — (Das häufigere Vorkommen der *G. verna* in tieferen Regionen mag mit ihrem grösseren Wärmebedarf znsammenhängen.)

Viel weniger allgemein verbreitet als Ausrüstungen zum Schutze des Honigs sind besondere Schutzmittel des Pollens.

Zwar giebt es, wie wir im vorigen Kapitel gesehen haben, manche Blumen, deren Blüthenstaub nicht nur gegen Wetterungunst und feindliche Thiere geschützt, sondern sogar dem Gebrauche der Kreuzungsvermittler entzogen ist. Der hauptsächlichste und unmittelbar die Richtung der Naturzüchtung entscheidende Vortheil ihres oft so überraschend wirkenden Blüthenmechanismus besteht aber augenscheinlich in der sicheren Uebertragung ihres Blüthenstaubes auf Narben anderer Stöcke durch die bestimmten Kreuzungsvermittler, denen sie sich angepasst haben.

Zahlreiche andere Blumen, wie namentlich die *Papilionaceen,* manche *Labiaten* und *Scrophulariaceen,* enthalten den Blüthenstaub in der Weise geborgen, dass ihn die Kreuzungsvermittler erst durch ihre auf die Erlangung des Honigs oder Blüthenstaubes gerichteten Bewegungen aus seinem Verstecke hervorbringen, sich anheften und in später besuchten Blüthen zum Theil an die Narben absetzen. Ihr Blüthenstaub ist daher ebenfalls gegen Regen und unnütze Besucher geschützt, den als Kreuzungsvermittler dienenden Insekten dagegen, so weit er nicht zur Befruchtung verwendet wird, für ihre eigene Verwendung preisgegeben. Aber auch diesen Pflanzen ist der Pollenschutz wahrscheinlich nur als Nebenergebniss einer unmittelbar auf Sicherung der Kreuzung gerichtet gewesenen Naturzüchtung zu Theil geworden.

Die **Papilionaceen** enthalten sämmtlich ihren Blüthenstaub zwischen den verwachsenen beiden unteren Blumenblättern, in dem sogenannten Schiffchen, wohl geborgen. Mit diesem zu gemeinsamer Bewegung verbunden sind die beiden es zunächst umschliessenden Blumenblätter, die Flügel, die ihrerseits an ihrer Basis wieder von dem obersten Blumenblatte, der Fahne, umschlossen werden. Stützt sich nun eine Biene, durch die aufgerichtete Fläche der Fahne angelockt, auf die beiden Flügel, während sie gleichzeitig den Kopf unter die Fahne drängt, um den im Grunde der Blüthe geborgenen (und in 2 Oeffnungen beiderseits der Wurzel des freien Staubfadens hervortretenden) Honig zu erlangen, so dreht sie dadurch die Flügel und mit ihnen das Schiffchen nach unten, so dass Narbe und Antheren (oder Blüthenstaub) aus demselben hervortreten und sich gegen die Bauchseite des Besuchers drücken, wodurch, wenn die Biene von Stock zu Stock fliegt, unausbleiblich Kreuzung getrennter Stöcke bewirkt wird. Die Bienen benutzen nun nicht bloss den während des Honigsaugens nebenbei an ihrer Unterseite haften gebliebenen Pollen als Larvenfutter, sondern gehen auch oft bloss auf die Gewinnung des Blüthenstaubes aus, wie z. B. die Honigbiene beim rothen Klee *(Trifolium pratense)*, was natürlich der Vermittlung der Kreuzung eben so förderlich ist.

Wie die *Papilionaceen* der Unterseite, so heften die **Labiaten** ihren Blüthenstaub in der Regel der Oberseite besuchender Bienen an, die ihn dann zum Theil auf Narben anderer Stöcke absetzen. Die Kreuzungsvermittlung erfolgt natürlich auch hier um so sicherer, je mehr die Staubgefässe, von umschliessenden Blumenblättern in bestimmter Lage gehalten, gerade derjenigen bestimmten Körperstelle der eindringenden Biene ihren Blüthenstaub anheften, welche in später besuchten Blüthen mit der Narbe in Berührung kommen muss. Bei *Lamium album* (fig. 23) und ähnlichen *Labiaten* wird eine ziemlich breite Fläche des Bienenrückens von den nach unten gekehrten Staubbeuteln berührt, die von der ringsum abwärts gebogenen Oberlippe in ihrer bestimmten Lage gehalten und nebenbei gegen Regen geschützt werden; irgend ein Punkt dieser bestäubten Fläche muss dann jedenfalls mit dem abwärtsgebogenen Griffelast der nächstbesuchten Blüthe in Berührung kommen und die an seiner Spitze befindlichen Narbenpapillen mit Pollen behaften. Noch fester umschlossen und sicherer geführt von der umschliessenden Oberlippe sind die beiden allein übrig gebliebenen und zu schlagbaumähnlichen Hebeln umgebildeten Staubgefässe und mit ihnen der Griffel bei den Salbei- *(Salvia)* arten [43]. Hier setzt die zum Honig vordringende Hummel, indem sie gegen die im Blütheneingange sitzenden kurzen Hebelarme stösst, das Hebelwerk derart in Drehung, dass ihr die an den beiden langen Hebelarmen sitzenden Staubgefässe dieselbe Stelle des Rückens mit Pollen behaften, welche in älteren Blüthen die Narbe streifen muss. Auch hier sichert also der Mechanismus in erster Linie Kreuzung; nur nebenbei gewährt er, da diess ohne festes Umschliessen der Staubgefässe nicht geht, nothwendigerweise zugleich auch Schutz des Blüthenstaubes gegen Regen und unnütze Gäste. Andere Labiaten, die von Insekten verschiedener Ordnungen besucht und in unregelmässigerer Weise gekreuzt werden, wie z. B. *Thymus* und *Mentha*, lassen ihre Staubgefässe frei aus den Blüthen hervorstehen und ohne irgend welches Schutzmittel dem Regen ausgesetzt. Nicht minder verdanken die **Scrophulariaceen**gattungen *Euphrasia, Rhinanthus, Melampyrum, Pedicularis* u. a. den Pollenschutz, dessen sie sich erfreuen, nur ihren Kreuzung durch die besuchenden Bienen sichernden Bestreuungsmechanismen.

Von einfacheren, regelmässigeren Blumen, die sich nicht wie die zuletzt erwähnten einseitig der Kreuzungsvermittlung durch bestimmte Insekten angepasst haben, kehren sich manche, die bei Sonnenschein nach oben oder nach der Sonne zu gewendet sind, bei kaltem regnerischem Wetter, entweder unmittelbar oder durch Regentropfen beschwert, nach unten und entziehen dadurch den freiliegenden Blüthenstaub der Einwirkung des Regens. Es giebt jedoch auch unter ihnen sehr zahlreiche, deren Pollen dem Regen schutzlos preisgegeben bleibt [21].

Ich fand z. B. bei Franzenshöh im südlichen Tyrol bei andauerndem Regenwetter am dritten Regentage (18. Juli 1875) die Blumen von *Sempervivum Funkii, Sedum atratum, repens, Saxifraga aizoon, Potentilla grandiflora, Veronica saxatilis, Galium silvestre, Euphorbia cyparissias,* und ebenso die Blumengesellschaften von *Achillea atrata* und *Millefolium, Senecio abrotanifolius* und *Doronicum, Hypochoeris helvetica, Solidago Virgaurea* und *Chrysanthemum alpinum* offen und ihre

Antheren benetzt, *Tunica Saxifraga* schutzlos dem Regen geöffnet, jede Blüthe mit einem grossen, den ganzen Blumenkronensaum ausfüllenden Tropfen behaftet und durch das Gewicht desselben übergeneigt, *Cerastium arvense* und *Silene rupestris* offen, nur zum Theil durch Abwärtsneigung der Blüthenstiele geschützt, *Alsine recurva* theils halb geschlossen, theils aber auch ganz offen, *Geranium silvaticum* offen, zwar meist, aber bei weitem nicht durchgängig, durch Neigung der Blüthenstiele geschützt.

Wenn hiernach nicht in Abrede gestellt werden kann, dass das kostbare Befruchtungsmaterial, der Pollen, ziemlich häufig dem Verderben durch Regen ausgesetzt bleibt, namentlich bei Blumen, die durch Insekten verschiedener Ordnungen in einer wenig regelmässigen Weise befruchtet werden (alle so eben genannten Beispiele sind dieser Art), so lässt sich diese befremdliche Thatsache kaum anders als durch die Annahme erklären, dass die offene Lage des Pollens für diese Pflanzen einen Vortheil mit sich bringt, welcher den Nachtheil seiner zeitweiligen Zerstörung durch Regen noch überwiegt, und dieser Vortheil kann wol nur in der grösseren Wahrscheinlichkeit der Kreuzung durch beliebigen Insektenbesuch gesucht werden.

Kapitel 11.

Stufenweiser Uebergang der Blumen zur Anpassung an bestimmte Insektenformen.

Im Beginne der Blumenentwicklung brachte es das Hervorgehen derselben aus Windblüthen nothwendig mit sich, dass die Blumen ihre Lockspeisen allen Insekten frei ausgesetzt darboten. Einige wenige Blumen gelangten schon auf dieser niedrigen Entwicklungsstufe zu so erfolgreicher Anlockung mannigfaltiger Insekten, dass ihnen Kreuzung durch dieselben gesichert, die Möglichkeit der Selbstbefruchtung daher entbehrlich wurde. Auch für alle Nachkommen solcher Blumen war, sobald einmal Kreuzung durch eine zahlreiche Gesellschaft mannigfacher Besucher feststand, eine Veranlassung zu specieller Anpassung an einen bestimmten engeren Besucherkreis nicht vorhanden. Sie konnten daher im Laufe der Zeit zu einer umfangreichen Familie anwachsen, deren sämmtliche Glieder in der höchst einfachen Blumeneinrichtung im Wesentlichen vollständig übereinstimmen.



Fig. 19. Blumengesellschaft einer Schirmpflanze.
(Anthriscus silvestris.)

1 Ein Döldchen im ersten, männlichen Entwicklungszustande. Die Staubgefässe jeder Blüthe entwickeln sich einzeln nach einander und sind daher, wie vorliegende Figur zeigt, gleichzeitig in sehr verschiedenen Zuständen. Die Narben sämmtlicher Blüthen sind noch ganz unentwickelt. 2 Einzelne Blüthe, stärker vergrössert, im zweiten, weiblichen Entwicklungszustande. Alle Staubgefässe sind abgefallen, die Narben entwickelt. Fig. 1 zeigt zugleich die ersten Stufen der Differenzirung der einzelnen Blumen im Dienste der Gesellschaft. Die Randblumen haben ihre nach aussen stehenden Blumenblätter stärker vergrössert, wodurch die ganze Blumengesellschaft augenfälliger wird. ov Fruchtknoten; st Narben; n Nektar.

In diesem Falle befindet sich z. B. die umfassende Familie der Schir mpflanzen. Di

Blüthen derselben (1. 2. fig. 19) sind von einfachstem fünfzähligem Bau, völlig offen, in der Mitte mit einer zweitheiligen, breiten, polsterförmigen Anschwellung des Fruchtknotens, welche allen, auch den kurzrüsseligsten Insekten, ebenso aber auch den Regentropfen unmittelbar zugänglichen Honig (fig. 19, 2 n) in kleinen Tröpfchen oder in flacher anhaftender Schicht absondert. Durch massenhafte Nebeneinanderstellung bilden diese einzeln genommen sehr unscheinbaren Blümchen so augenfällige Flächen, dass ihnen reichlicher Insektenbesuch regelmässig zu Theil wird. Der Kreuzungsvermittlung durch denselben haben sie sich dadurch angepasst, dass sich in jeder Blüthe und in der Regel selbst in jedem Blüthenstande zuerst langsam nach einander die Staubgefässe (1 fig. 19), erst später, nach deren Verblühen und Abfallen, die Narben (st 2 fig. 19) entwickeln, so dass also nur ältere Blüthen oder Blüthenstände durch Vermittlung der mannigfachen Besucher mit Pollen jüngerer befruchtet werden können.

In allen diesen Eigenthümlichkeiten stimmen (abgesehen von *Hydrocotyle* und einigen anderen, ähnlich niedrigen Formen) die ungemein zahlreichen Gattungen und Arten der *Umbelliferen* in dem Grade überein, dass diese Eigenthümlichkeiten mit grösster Wahrscheinlichkeit als schon in einer sehr frühen Periode der *Umbelliferen*-Entwicklung von gemeinsamen Stammeltern erworben und auf alle Nachkommen vererbt betrachtet werden können.

Andere Blumen sind zur Bergung des Honigs im Grunde von Röhrchen oder Glöckchen und damit zum Ausschlusse der kurzrüsseligsten und dümmsten und zu um so erfolgreicherer Anlockung der einsichtigeren und blumeneifrigeren Insekten fortgeschritten und haben dann auf dieser Stufe eine so ausreichende Sicherung der Kreuzung erlangt, dass keiner ihrer Abkömmlinge zur Anpassung an einen engen Besucherkreis von Insekten einer bestimmten Abtheilung veranlasst gewesen ist. So namentlich die umfangreichste aller Blumenfamilien überhaupt, die der *Compositen,* denen, ebenso wie den *Umbelliferen,* durch Vereinigung zahlreicher Blumen zu augenfälligen Blumengesellschaften gesteigerter Insektenbesuch, und durch ungleichzeitiges Hervortreten beider Geschlechter regelmässige Kreuzung durch denselben zu Theil wird, die aber überdiess oft die Möglichkeit der Selbstbefruchtung bei ausbleibendem Insektenbesuch behalten haben.

Auch bei den *Compositen* sind die Bildung geschlossener Blumengesellschaften, die besondere Art der Honigabsonderung und die gesammte, bereits auf bedeutend höherer Organisationsstufe stehende Bestäubungseinrichtung so übereinstimmend bei allen Familiengliedern, dass sie nur als von den gemeinsamen Stammeltern erworben und mit gewissen Abänderungen auf alle Nachkommen vererbt betrachtet werden können. Schon die gemeinsamen Stammeltern der *Compositen* müssen oberständige röhrige oder glockige Blumenkronen, einen die Griffelbasis umschliessenden Honig absondernden Ring, Verwachsung der 5 Staubbeutel zu einer den Blüthenstaub in sich aufnehmenden Röhre, einen durch diese Röhre hindurchwachsenden, den Blüthenstaub vor sich hertreibenden und schliesslich mit besonderen Haaren völlig herausfegenden Griffel besessen haben, der sich nach dem Herausfegen des Blüthenstaubes in zwei auf der Innenseite mit Narbenpapillen besetzte Lappen oder Aeste auseinanderthat (ähnlich wie jetzt noch die *Lobeliaceen*), und viele solche Blüthen müssen schon bei den Stammeltern der *Compositen* zu einer geschlossenen Gesellschaft, einem Blüthenkörbchen, vereinigt gewesen sein. Noch mehr als bei den *Umbelliferen* haben sich aber bei den *Compositen* im Verlauf der Entwicklung der Familie Differenzirungen der einzelnen Blumen im Dienste der Blumengesellschaft ausgeprägt, der Art, dass im Ganzen die nach aussen stehenden Blumen durch einseitige Vergrösserung der Blumenkrone auf Kosten der Geschlechtsorgane überwiegend der Steigerung der Augenfälligkeit der Gesellschaft dienen.

In welcher Weise die den *Compositen* eigenthümliche Bergung des Honigs in Röhrchen oder Glöckchen ausschliessend auf die kurzrüsseligsten und dümmsten, dagegen steigernd auf den Besuch der langrüsseligeren, einsichtigeren und zugleich blumeneifrigeren Gäste wirkt, zeigt am deutlichsten folgende

Statistische Uebersicht des Insektenbesuchs einiger unserer häufigsten Compositen und Umbelliferen (nach fünfjähriger Beobachtung) [23].

Arten.	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.
		Zahl der				Auf 100 die Blüthen besuchende Insektenarten kommen von			
	Gesammtzahl der beobachteten Arten.	Schmetterlingsarten.	Bienenarten.	Zweiflüglerarten.	sonstigen Insektenarten.	Schmetterlingen.	Bienen.	Zweiflüglern.	sonstigen Insektenarten.
Compositen.									
Taraxacum officinale . .	93	7	58	21	7	7,5	62,5	22,6	7,4
Cirsium arvense . . .	88	7	32	24	25	7,9	36,4	27,3	28,4
Achillea millefolium . .	87	6	30	21	30	6,9	34,5	24,1	34,5
Chrysanthem. leucanth. .	72	5	12	28	27	6,9	16,6	38,9	37,5
Centaurea Jacea . . .	48	13	28	6	1	27	58,7	12,5	2
Carduus acanthoides . .	44	4	32	3	5	9,1	72,7	6,8	11,3
Senecio Jacobaea . . .	40	3	16	18	3	7,5	40	45	7,5
Picris hieracioides . . .	29	3	16	9	1	10,3	55,2	31	3,4
Tanacetum vulgare . .	27	5	7	7	8	18,5	25,9	25,9	29,6
Eupatorium cannabin. .	18	9	2	6	1	50	11,1	33,3	5,5
Umbelliferen.									
Heracleum Sphondyl. . .	118	—	13	49	56	—	11	41,5	47,4
Aegopodium Podagr. . .	104	—	15	34	55	—	14,4	32,6	52,9
Anthriscus silvestris . .	73	—	5	26	42	—	6,8	35,6	57,5
Daucus Carota	61	2	8	19	32	3,3	13,1	31,1	52,5
Carum Carvi	55	1	9	21	24	1,8	16,4	38,2	43,6
Anethum graveolens . .	46	—	6	15	25	—	13	32,6	54,3
Sium latifolium . . .	32	—	—	20	12	—	—	62,5	37,5
Angelica silvestris . . .	30	1	2	11	16	3,3	6,6	36,6	53,3
Chaerophyllum tem. . .	23	—	1	10	12	—	4,3	43,5	52,2
Pimpinella Saxifraga . .	23	—	3	8	12	—	13	34,8	52,2

Andere Blumen von unbedeutender Grösse, welche in Bezug auf Bergung des Honigs und Ausschluss gewisser Gäste auf ungefähr derselben Entwicklungshöhe stehen, wie die *Compositen*, ohne wie diese durch Gesellschaftsbildung ihre Augenfälligkeit gesteigert zu haben, können in der Regel die Möglichkeit der Selbstbefruchtung nicht entbehren, da die gemischte Besuchergesellschaft, die ihnen zu Theil wird, unsicher und überdiess in Bezug auf die Vermittlung der Kreuzung unzuverlässig ist. Wenn daher solche Blumen die Stammeltern einer grossen Familie wurden, so stand den Familiengliedern die Möglichkeit offen, durch engere Anpassung an beschränktere Besucherkreise und energischere Anlockung derselben die Wahrscheinlichkeit der Kreuzung zu steigern. Dem entsprechend finden wir in solchen Familien nie eine solche Gleichförmigkeit, wie bei den *Umbelliferen* und *Compositen*, sondern in der Regel verschiedene Abstufungen der Anpassung an engere Besucherkreise und endlich an ganz bestimmte Insektenformen.

Als Beispiele zur näheren Erörterung dieses Verhältnisses wählen wir die Familien der *Cruciferen* und *Caryophylleen*.



Fig. 20. Blütheneinrichtung einer Crucifere.
(Wiesenschaumkraut, *Cardamine pratensis.*)

1 Blüthe, gerade von oben gesehen, 2 dieselbe, nach Entfernung der beiden vorderen Blumenblätter, von der Seite gesehen, 3 Befruchtungsorgane und Nektarien (n), doppelt so stark vergrössert.

Allgemein sitzt bei den *Cruciferen* der an den Wurzeln der Staubfäden abgesonderte Honig in einzelnen Tröpfchen im Grunde der Blüthe, bei aufrechtem Zusammenschliessen der Kelchblätter völlig versteckt, bei schwachem Auseinandertreten derselben bisweilen für geübtere Augen unmittelbar von aussen sichtbar. Allgemein ist ferner Kreuzung bei eintretendem Insektenbesuche nur dadurch ermöglicht oder begünstigt, dass die Staubgefässe sämmtlich oder zum Theile ihre pollenbedeckte Seite so stellen, dass ein zum Honig vordringendes Insekt sie streifen und mit der entgegengesetzten Seite die Narbe berühren muss. Fliegt dasselbe Insekt alsdann von Blüthe zu Blüthe, von Stock zu Stock, und streckt seinen Kopf oder Rüssel in wechselnden Stellungen in die Blüthe, so wird es bisweilen auch Pollen früher besuchter Stöcke auf Narben später besuchter absetzen. Aber unzureichender Insektenbesuch und die Unsicherheit der angedeuteten Kreuzung nöthigen die meisten *Cruciferen,* im Nothfalle sich mit Selbstbefruchtung zu begnügen, welche dann durch unmittelbare Berührung der Narbe mit den kürzeren oder längeren Staubgefässen erreicht wird. Selbst grossblumigere, honigreichere und deshalb reichlicher von Insekten besuchte *Cruciferen,* wie *Cardamine pratensis* (fig. 20), können den Nothbehelf der Selbstbefruchtung nicht ganz entbehren. Sie beschränken aber durch Verlängerung und dichteres Zusammenschliessen der Kelchblätter den Zutritt zum Honig auf einen immer engeren Kreis langrüsseligerer und emsigerer Besucher und gelangen dadurch schliesslich zur Anpassung an ganz bestimmte Insektenformen. Schon bei *Cardamine pratensis* ist der Honig bloss noch Schmetterlingen, Bienen und langrüsseligen Fliegen (Wollschwebern, Schnepfen- und Schwebfliegen), bei *Hesperis matronalis* nur noch Schmetterlingen und unserer langrüsseligsten Fliege (*Rhingia rostrata,* fig. 7.), bei *Hesperis tristis* endlich ausschliesslich Schmetterlingen zugänglich.

Eine noch viel reichhaltigere Stufenfolge von offenen zu einseitig den Schmetterlingen angepassten Blumenformen hat die Familien der Nelkengewächse, *Caryophylleen, (Alsineen* und *Sileneen)* aufzuweisen. Die offenen Blüthen der *Alsineen* bieten ihren Honig allgemein zugänglich dar und werden daher überwiegend von kurzrüsseligen Insekten, besonders Fliegen, Käfern und weniger ausgeprägten Bienen, besucht. Bei den *Sileneen* sind die Kelchblätter zu einem einzigen becherförmigen Stücke zusammengewachsen, mit dessen stufenweiser Verlängerung die Lage des Honigs eine immer tiefere, der Kreis der ihn erreichenden Besucher ein immer beschränkterer wird.

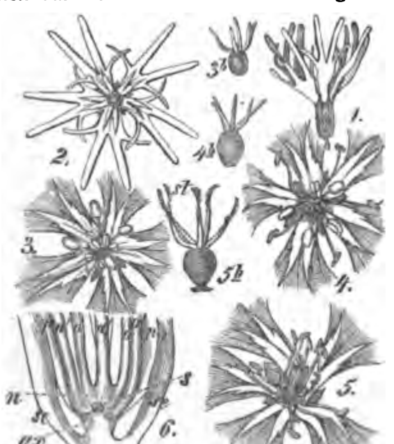


Fig. 21. Uebergang zur Anpassung an Schmetterlinge *(Lychnis flos cuculi).*

1 Blüthe, von der Seite gesehen ($^2/_3$: 1). 2 Blüthe, von oben gesehen. 3 Blüthenmitte im ersten Stadium ($^4/_3$: 1). Die 5 äusseren Staubgefässe (bis auf 1) sind geöffnet, die 5 inneren noch geschlossen. 3b Stempel derselben Blüthe. 4 Blüthenmitte im zweiten Stadium ($^4/_3$: 1). Die 5 äussern Staubgefässe sind entleert und aus der Blüthe heraus gebogen, die 5 innern geöffnet. 4b Stempel derselben Blüthe. 5 Blüthenmitte im dritten Stadium ($^4/_3$: 1). Alle Staubgefässe sind verblüht,

die Narben entwickelt. 5b Stempel derselben Blüthe. 6 Nektarium mit Umgebung. se Kelchblätter, p Blumenblätter, a äussere, a' innere Staubgefässe, ax Blüthenachse, s Ansatzstelle des Stempels, n Nektarium, st Narbe.

Bei *Lychnis flos cuculi* z. B. hat die Kelchröhre mit ihren aufrecht stehenden Zähnen bereits eine Länge von 9—10 mm. erreicht, und nur noch Schmetterlinge, langrüsselige Bienen und unsere langrüsseligste Fliege, *Rhingia rostrata*, gelangen zum Honig. Endlich haben *Lychnis vespertina, Githago* u. a., die Arten der Gattung *Dianthus* und *Saponaria* durch noch weitere Verlängerung und Verengung der Kelchröhre auch noch die Bienen und *Rhingia* vom Honiggenusse ausgeschlossen, und sich damit auf Schmetterlinge, und zwar theils *(Dianthus, Saponaria ocymoides)* auf Tagfalter, theils *(Lychnis vespertina, Saponaria officinalis)* auf Abend- und Nachtfalter als Kreuzungsvermittler beschränkt.

Auch in zahlreichen anderen Familien sind ganze Reihen derjenigen Zwischenstufen erhalten geblieben, welche von allgemein zugänglichen zu bestimmten Insektenformen angepassten Blumenformen geführt haben, bei *Caprifoliaceen, Rubiaceen, Orchideen* z. B. zu den langrüsseligsten Schmetterlingen angepassten, bei *Ranunculaceen* und *Scrophulariaceen* zu den ausgeprägtesten Bienen angepassten u. s. w. Wir müssen uns hier indess damit begnügen, an einigen Beispielen die allmähliche Entstehung solcher Anpassungen nachgewiesen zu haben, und wollen nun einige derselben in ihrer vollendeten Ausprägung kennen lernen.

Kapitel 12.

Anpassung der Blumen an Schmetterlinge.

Um durch irgend welche bestimmte Insekten ausschliesslich und doch in ausreichender Weise Kreuzungsvermittlung erfahren zu können, muss eine Blume offenbar folgende Bedingungen erfüllen: 1. sich den bestimmten Insekten schon aus hinreichender Entfernung bemerkbar machen, 2. ihnen irgend etwas Angenehmes oder Nützliches, ein Genussmittel (im weitesten Sinne des Worts) darbieten, durch welches sie zu wiederholten Besuchen derselben Blumenart veranlasst werden, 3. ihnen den Blüthenstaub so anheften, dass er in später besuchten Blumen zum Theil auf der Narbe abgesetzt werden muss, 4. andere Besucher von der Entwendung der Genussmittel abhalten. Je nach der Sinnesentwicklung und Geschmacksrichtung, dem Nahrungsbedürfniss, der Körperbildung und der Bewegungsweise der verschiedenen als Kreuzungsvermittler überhaupt tauglichen Insektenabtheilungen müssen also die ihnen einseitig angepassten Blumen verschiedene charakteristische Eigenthümlichkeiten besitzen. Aus den Eigenthümlichkeiten der Schmetterlinge lassen sich die Eigenthümlichkeiten der ihrer Kreuzungsvermittlung ausschliesslich angepassten Blumen folgendermassen ableiten.

1. Bemerkbarmachung. Alle Schmetterlinge oder Falter erfreuen sich eines ausserordentlich ausgebildeten Geruchssinnes, wie die in den letzten Jahren von meinem Bruder Fritz Müller entdeckten [22] ungemein mannigfachen besonderen Duftvorrichtungen derselben beweisen, die besonders bei der Liebeswerbung eine wichtige Rolle spielen. Lieblich duftende Blumen müssen deshalb besonders geeignet sein, sich Faltern, gleichgültig ob sie bei Tage oder bei Nacht fliegen, angenehm bemerkbar zu machen.

Dem entsprechend finden wir zahlreiche **Falterblumen** mit einem äusserst angenehmen würzigen Wohlgeruche ausgerüstet, wie z. B. in der Ebene Nelken *(Dianthus* arten) und Geisblatt *(Lonicera Caprifolium* und *Periclymenum)* [23], in

den Alpen das Chokoladenblümchen *(Nigritella angustifolia)*, *Gymnadenia odoratissima*, *Daphne striata* [24] u. a. —

Zur Augenfälligmachung ist natürlich bei Abend und Nacht eine andere Ausrüstung erforderlich als bei Tage im hellen Sonnenschein. Es sondern sich daher, da die blumenbesuchenden Schmetterlinge theils bei Tage theils bei Nacht zu fliegen pflegen, auch die ihnen ausschliesslich angepassten Blumen zunächst in Tagfalterblumen und Nachtfalterblumen, zwischen welchen es jedoch eben so wenig an Zwischenstufen fehlt als zwischen den nur bei Tage und den nur bei Nacht fliegenden Schmetterlingen.

Die **Tagfalterblumen** haben sich Gästen bemerkbar zu machen, welche, wie ihr eigenes durch geschlechtliche Auslese erworbenes farbenprächtiges Schuppenkleid beweist, einen hochentwickelten Farbensinn besitzen. Dem entsprechend sind sie in der Regel mit lebhaft gefärbten, oft mit besonders fein gezeichneten Blumenblättern ausgerüstet (wie z. B. wiederum unsere Nelken [23], in den Alpen *Orchis globosa*, *ustulata* u. a.). Die **Nachtfalterblumen** dagegen haben Kreuzungsvermittler an sich zu locken, für welche, da sie Abends oder Nachts fliegen, die Pracht der farbig zurückgeworfenen Sonnenstrahlen gar nicht vorhanden ist, die vielmehr vermuthlich bloss ein Heller und Dunkler unterscheiden können. Demgemäss machen sich die Nachtfalterblumen entweder durch weisse oder blasse Blumenkronen, die sich in der Regel erst gegen Abend öffnen, und gleichzeitig durch Wohlgerüche, die erst mit beginnender Dämmerung sich kräftig entwickeln (z. B. Geisblatt [23], *Platanthera* [18], *Posoqueria* [15]) oder durch letztere allein (z. B. *Hesperis tristis* [24]), oder auch bloss durch helle Blumenfarbe (z. B. *Convolvulus sepium* [23]) weithin bemerkbar.

Zwischenstufen zwischen Tag- und Nachtfalterblumen bilden theils solche Blumen, die sich zwar der Kreuzungsvermittlung durch Abend- oder Nachtschmetterlinge angepasst haben, aber als Erbstück von tagblüthigen Stammeltern her noch hinreichende Lebhaftigkeit der Färbung besitzen, um auch Tagschmetterlinge mit Erfolg anzulocken, theils solche Blumen, die in ihrer Färbung ein derartiges Schwanken zeigen, dass manche mehr zur Anlockung von Tagfaltern, andere mehr zur Anlockung von Nachtfaltern geeignet erscheinen.

Als Zwischenstufe der ersteren Art ist z. B. *Lilium Martagon* zu betrachten, das in der Abenddämmerung am kräftigsten duftet und um diese Zeit höchst eifrig und erfolgreich von Schwärmern besucht und befruchtet wird [24], bei dem aber die von tagblüthigen Stammeltern ererbte lebhafte Farbe, wol weil es an geeigneten Abänderungen gefehlt hat, noch so wenig durch Naturauslese beseitigt ist, dass auch Tagfalter seine Blüthen nicht selten aufsuchen und ihres Honigs berauben, meist ohne Befruchtung zu bewirken. Ist es von diesen seines Honigs beraubt, so wird es von seinen eigentlichen Kreuzungsvermittlern, den *Sphingiden*, nach einigen vergeblichen Proben verlassen und ist nun auf den Nothbehelf der Selbstbefruchtung angewiesen, eine bemerkenswerthe Mangelhaftigkeit der Anpassung! *Oenothera biennis* und *Mirabilis Jalappa* dürften in dieselbe Kategorie gehören. Auch die früher erörterte *Posoqueria fragrans* [15] weist durch ihre noch ziemlich zahlreich bei Tage sich öffnenden Blumen auf tagblüthige Stammeltern hin.

Als Zwischenstufe der letzteren Art lässt sich z. B. *Daphne striata* [24] anführen, die bei Tag und Nacht gleich würzig duftet, in der Farbe zwischen lebhaft Rosenroth und Schneeweiss völlig unentschieden hin und her schwankt und eben so wol von Tag- als von Nachtfaltern besucht wird. Aehnlich verhalten sich *Gymnadenia conopsea*, *odoratissima* [24] und *Crocus vernus* [25].

2. Als Genussmittel, welches die Kreuzungsvermittler zu wiederholten Besuchen derselben Blumenart veranlasst, kann bei Falterblumen nur frei abgesonderter oder im Zellgewebe eingeschlossener und erst zu erbohrender Saft wirken, da ja Schmetterlinge ausschliesslich flüssige Stoffe geniessen. Die wirk-

samste Lockspeise der Falterblumen ist daher natürlich frei abgesonderter Honig. Auch fehlt derselbe thatsächlich den Falterblumen nur sehr selten.

(Er fehlt z. B. der *Orchis pyramidalis* [26], welche den zahlreichen Tag- und Nachtfaltern, von denen sie besucht wird — CH. DARWIN zählt 23 Arten auf — nichts anderes als im Zellgewebe des hohlen Sporns eingeschlossenen Honig darbietet.)

3. Die Uebertragung des Pollens wird von verschiedenen Falterblumen, gleichgültig ob sie bei Tag oder bei Nacht besucht werden, den allerverschiedensten Körpertheilen der Schmetterlinge anvertraut.

Hesperis tristis [24] beklebt den in die Blüthe gesteckten Rüssel mit Pollen, *Martha fragrans* [15] schiesst ihren Blüthenstaub gegen den Rüssel, ehe derselbe noch in die Blüthe eintritt und verschliesst ihm sogar gleichzeitig den Eingang; einige unserer *Orchideen, Gymnadenia* und *Anacamptis* [18] kitten ihre Staubkölbchen zierlich auf die Oberseite, *Nigritella* [24] auf die Unterseite des Rüssels, *Platanthera* [18] an die Wurzel des Rüssels oder auf die Augen, *Dianthus* [23] beheftet die Unterseite des Kopfes und der Vorderbeine, *Lonicera Periclymenum* (fig. 22) die Beine und die Unterseite des Leibes, exotische *Hedychium*arten [24] die Flügel der an- und abflatternden Falter mit Pollen, und in allen diesen Fällen wird derselbe von den behafteten Körperstellen mit Sicherheit auf die Narben später besuchter Stöcke übertragen.

4. Der Ausschluss anderer Besucher von den Genussmitteln wird von den Nachtfalterblumen, die sich erst des Abends öffnen, schon durch die Blüthezeit, von allen Falterblumen überhaupt, da die Schmetterlinge von allen Blumenbesuchern bei weitem die dünnsten Rüssel haben, in einfachster Weise dadurch erreicht, dass sich der Zugang zu dem Genussmittel so stark verengt, dass nur noch Schmetterlingsrüssel ihn passiren können.

So finden wir z. B. in den offenen Blumen der Lilien (*Lilium Martagon* [24], *L. bulbiferum*) [24] den Honig in einer so engen überdeckten Rinne auf der Mittellinie jedes Perigonblattes abgesondert, bei der Nachtviole (*Hesperis tristis*) [24] und den Nelken (*Dianthus*) [23], *Saponaria*, verschiedenen *Silene* und *Lychnis*arten [25] den Eingang der im Grunde Honig bergenden Blume durch den verlängerten Kelch so zusammengeschnürt und von den Geschlechtsorganen so weit ausgefüllt, dass nur Schmetterlingsrüssel hindurch können, bei den zahlreichen Falterblumen endlich, die ihren Honig im Grunde einer Blumenröhre oder eines hohlen Sporns bergen, diese Honigbehälter oder ihre Eingänge in der Regel in gleichem Grade verengt.

Wie die übrigen Schmetterlinge an Dünnheit, so sind gewisse Schwärmer (*Sphingidae*) an Länge des Rüssels allen andern Insekten weit überlegen. Und gleichzeitig mit ihrer am höchsten gesteigerten Rüssellänge haben dieselben einen so hohen Grad geistiger Ausrüstung für Gewinnung von Blumenhonig erlangt, dass sie wahrscheinlich auch an Schnelligkeit ihrer Blumenarbeit alle übrigen Insekten hinter sich lassen (siehe *Macroglossa stellatarum* in Kap. 19). Es musste deshalb gewiss manchen bereits langröhrigen Blumen in hohem Grade vortheilhaft sein, von diesen wirksamsten Kreuzungsvermittlern mit Vorliebe aufgesucht zu werden, und dies bewirkende Abänderungen hatten alle Aussicht, im Wettkampf der Blumen um die Kreuzungsvermittler entscheidend zu wirken und sich als dauernde Eigenschaften auszuprägen. So konnten durch Naturauslese Blumen entstehen, die durch ihre Röhren- oder Spornlänge alle übrigen Blumen ebenso überragen, wie die Schwärmer alle übrigen Schmetterlinge durch ihre Rüssellänge, Blumen, welche recht eigentlich den Namen **Schwärmerblumen** verdienen.

Wo die Schwärmer meist nur Abends und Nachts zu fliegen pflegen, wie es in der Ebene und niederen Berggegend wol in der Regel der Fall ist, können natürlich auch nur solche Schwärmerblumen sich ausprägen und gedeihen, welche Abends und Nachts sich bemerkbar machen, **Nachtschwärmerblumen.** Auf den Hochalpen dagegen schwärmen einige *Sphingiden* (z. B. *Macroglossa stella-*

tarum und *fuciformis)* sehr gewöhnlich auch am hellen Tage, selbst in brennender Mittagssonne, und hier sind in der That auch **Tagschwärmerblumen** zur Ausprägung gelangt.

Von den prächtig blauen *Gentiana*arten der Hochalpen z. B., deren Blütheneingang durch die zu einer Scheibe verbreiterte Narbe verschlossen wird (Untergattung *Cyclostigma)* bergen einige Arten *(G. bavarica* u. *verna* [24]*)* ihren Honig im Grunde so langer Blumenröhren, dass nur Schwärmerrüssel ihn erreichen können, und in der That wurden auch als Kreuzungsvermittler dieser Blumen nur in brennender Mittagssonne schwebende Schwärmer *(Macroglossa stellatarum)* beobachtet.

Einen auffallenden Gegensatz zu diesen Tagschwärmerblumen, die, fast geruchlos, mit prächtig blauer Farbe in brennender Mittagssonne den unermüdlich von Blume zu Blume schiessenden und schwebend deren Honig saugenden *Macroglossen* entgegenglänzen, bei rauhem Wetter aber und bei einbrechender Dämmerung sofort sich schliessen, bildet, als **Nachtschwärmerblume,** unser gemeines Geisblatt *(Lonicera Periclymenum)* [23], welches seine nicht minder langröhrigen Blumen erst gegen Abend öffnet und nun erst durch bleiche Farbe und kräftigen Wohlgeruch sich weit hin bemerkbar macht — ganz ähnlich wie die bereits früher von uns kennen gelernte Nachtschwärmerblume *(Posoqueria fragrans.)*



Fig. 22. Eine Nachtschwärmerblume *(Lonicera Periclymenum).*

1 Ein Blüthenstand des wilden Geisblattes. a ältere Blüthe, bräunlich gelb. 2 Ein Ligusterschwärmer *(Sphinx ligustri),* an einer Blüthe desselben saugend. 3 Blumenkrone, in der Mittellinie der Oberseite offen gespalten und auseinander gebreitet. n Nektar. 4 Griffelende mit Narbe. 5 Querdurchschnitt des Ovarium. 6 Fruchtknoten und Kelch.

Der Einfachheit wegen ist so eben das Zusammenpassen der Röhrenlängen und Rüssellängen der Schwärmerblumen und Schwärmer so dargestellt worden, als wenn sich bloss die Schwärmerblumen den Schwärmerrüsseln angepasst hätten. Um Missverständnissen vorzubeugen, dürfte es vielleicht nicht überflüssig sein, ausdrücklich hervorzuheben, dass die Verlängerung der Blumenröhren (bei uns von 1 bis 30, in den Tropen bis über 250 mm. [8]) und die gleich starke Verlängerung der Insektenrüssel von Anfang an nur in gegenseitiger Anpassung aneinander erfolgt sein und nur allmählich durch Befestigung und Anhäufung kleiner individueller Abänderungen sich ausgebildet haben kann. Denn da den langröhrigsten Blumen eine Röhrenverlängerung nur insofern von Vortheil ist, als sie den wirksamsten Kreuzungsvermittlern den Honig allein aufspart und sie dadurch zu um so häufigeren Besuchen veranlasst, so ist es undenkbar, dass Naturauslese eine Röhrenverlängerung weit über das Maass der längsten Rüssel hinaus, wenn sie wirklich einmal als individuelle Abänderung auftreten sollte, erhalten und ausprägen würde. Eben so verhält es sich mit der Rüssellänge, deren Steigerung weit über das Maass der längsten Röhren hinaus den Blumenbesuchern ebenfalls nutzlos oder direct nachtheilig wäre.

Diejenigen Naturforscher und Philosophen, welche zur Erklärung der Entstehung der Arten des Thier- und Pflanzenreichs, im Gegensatze zu Darwin, nur sprungweise Abänderungen annehmen, müssen also durchaus die Länge der Blumenröhren und der Insektenrüssel gleich-

zeitig gleich grosse Sprünge machen lassen. Eine derartige Hopstheorie wird wol kaum Jemand festhalten, dem nicht das wunderthätige Eingreifen eines Entwicklungsgesetzes, eines vorgefassten Schöpfungsplanes oder eines hellsehenden Unbewussten ein- für allemal über alle Räthsel hinweghilft.

Den »frommen Gemüthern« aber, »die auch in den Wechselbeziehungen zwischen Blumen und Kerfen das Walten einer allweisen, allgütigen Vorsehung zu bewundern lieben, und ebenso Freunden des nie irrenden Unbewussten, denen zufolge das Hellsehen des Instinktes ja gerade immer solche Punkte betrifft, welche die bewusste Wahrnehmung überhaupt nicht zu erreichen vermag,« muss jenes in Südbrasilien angepflanzte *Hedychium* zur Beachtung empfohlen werden, in dessen honigspendenden Blumenröhren gewisse Schwärmer sich mit ihren Rüsseln festklemmen und die Blumen zerschlagend auch selbst langsam dahinsterben [27].

Kapitel 13.

Anpassung der Blumen an wespenartige Insekten (*Hymenoptera*).

Die wespenartigen Insekten *(Hymenoptera)* stellen sich uns, wie bereits früher (Kapitel 5) gezeigt, als eine Stufenfolge scharf gesonderter Familien dar, die aus der Gewöhnung an neue, die Brutversorgung vervollkommnende Lebensthätigkeiten hervorgegangen sind. Der zunehmenden Complicirtheit derselben entsprechend haben sie zugleich stufenweise gesteigerte Grade geistiger Befähigung erlangt, die sich namentlich auch in der verschiedenen Fähigkeit, versteckten Blumenhonig aufzufinden, zu erkennen giebt [9].

Am tiefsten stehen in dieser Beziehung die pflanzenanbohrenden Wespen. Von ihnen werden die Holzwespen gar nicht, die Gallwespen [28] sehr vereinzelt, nur die Blattwespen in zahlreichen Arten und ziemlich häufig als Blumenbesucher angetroffen. Auch diese besuchen nur in die Augen fallende Blumen, sehr vorwiegend solche mit völlig offenem, weit seltener solche mit etwas versteckterem oder unmittelbar gar nicht sichtbarem Honig; letztere aber vermögen sie nur dann auszubeuten, wenn sich ihr Honig durch einfaches Auffliegen und Abwärtsbewegen des Mundes erlangen lässt, wie z. B. bei *Ranunculus* (fig. 1), *Salix* (fig. 13) und den meisten *Cruciferen*. Da überdiess die Blattwespen sich in der Regel nur ziemlich träge von Blüthe zu Blüthe bewegen, so sind sie als ausschliessliche Kreuzungsvermittler irgend welcher Blumen wenig geeignet; und da sie durch keine einzige körperliche oder geistige Eigenthümlichkeit befähigt sein würden, Honig zu erlangen, der anderen Blumenbesuchern unzugänglich wäre, so ist keine Möglichkeit einzusehen, wie sich besondere Blattwespenblumen hätten ausbilden können. In der That ist auch keine einzige den Blattwespen besonders angepasste Blume bekannt.

Die Schlupfwespen *(Ichneumonidae)* haben durch das beständige Aufsuchen und Beschleichen bestimmter anzubohrender lebender Insektenarten zugleich die Fähigkeit erworben, auch ganz unscheinbare Blumen leicht aufzufinden, sobald nur dieselben offenen Honig darbieten. Dabei sind sie behender bei ihren Blumenbesuchen und fliegen weit rascher von Stock zu Stock als die Blattwespen. Sie sind daher sehr wohl geeignet, als ausschliessliche Kreuzungsvermittler einer Blume zu genügen. Den ausschliesslichen oder fast ausschliesslichen Besitz gewisser Blumen vermögen sie aber, bei ihrer Kurzrüsseligkeit, nur dann zu behaupten, wenn andere zum Aufsuchen unscheinbarer Blumen ebenso befähigte Blumenbesucher, wie namentlich die Grabwespen und Bienen, durch

die Natur des Standortes von der Concurrenz ausgeschlossen sind. Bienen und Grabwespen lieben im Allgemeinen sonnige Sammelplätze, Schlupfwespen dagegen gehen ebenso gut im tiefsten Schatten ihrer Beute nach. Besondere **Schlupfwespenblumen,** Blumen, die wenigstens annähernd ausschliesslich durch Schlupfwespen gekreuzt werden, konnten sich daher am ersten an schattigen Standorten ausprägen oder da erhalten bleiben. Unsere in feuchten Gebüschen und Laubwäldern nicht seltene, unscheinbare *Listera ovata* (fig. 16), deren Blüthen-einrichtung und Befruchtungsweise bereits im 9. Kapitel näher erörtert worden ist, kann als unzweideutiges Beispiel einer Schlupfwespenblume dienen.

Ausser mannigfachen, bei günstigem Wetter regelmässig in Mehrzahl sich einfindenden Schlupfwespen wurde als regelmässiger Besucher derselben nur noch ein kleiner Bockkäfer *(Grammoptera laevis)* und als einmaliger nutzloser Gast eine Hummel *(Bombus muscorum L.)* beobachtet.

Eine ganz ähnlich eingerichtete, aber noch weit unscheinbarere und trotz ihrer Unscheinbarkeit regelmässig Kreuzung erfahrende Blume der Hochalpen, die unter kargen Grasbüschen versteckte *Chamaeorchis alpina* [25], dürfte ebenfalls kleinen Schlupfwespen ihre regelmässige Kreuzung verdanken.

Von tiefgreifendstem Einflusse auf die Entwicklung der Blumenformen ist der Uebergang der Schlupfwespen zur Grabwespenlebensweise gewesen [9.] Denn indem sie dazu übergegangen sind, die mit einem Eie belegten Beutethiere in eigens dazu angefertigten Höhlen in Sicherheit zu bringen, sind sie vermuthlich die Stammeltern sämmtlicher Bruthöhlen anfertigender *Hymenopteren*familien geworden, zunächst der Grabwespen *(Sphegidae; Fossores Latr.)*, sodann der aus diesen weiter hervorgegangenen Ameisen *(Formicidae)*, Wespen *(Vespidae)* und Bienen *(Apidae)*. Den eigenthümlichen Bewegungen aber, welche diese *Hymenopteren* beim Graben ihrer Bruthöhlen und beim Hineinkriechen in dieselben (bisweilen von unten in senkrecht herabhängende Zweigenden) bethätigen müssen, haben sich ungemein zahlreiche Blumen in der Weise angepasst, dass sie aus regelmässigen, nach oben gerichteten zu zweiseitig symmetrischen (zygomorphen) mehr oder weniger wagerechten Blumenformen geworden sind, die zu ihrer Ausbeutung ein Auseinanderzwängen eng zusammenschliessender Theile erfordern (wie z. B. die *Papilionaceen)* oder ein Hineinstrecken des Kopfes oder völliges Hineinkriechen in Blumenhöhlen, (wie z. B. die meisten *Labiaten*, Fingerhut, Löwenmaul und zahlreiche andere *Scrophulariaceen)*. Andere Blumen, die sich ihnen angepasst haben, sind zwar regelmässig geblieben, haben sich aber senkrecht nach unten gekehrt und ihren Eingang so verengt, dass ebenfalls andere Blumenbesucher nur noch sehr unbequem oder gar nicht mehr Antheil an der Blüthenausbeute nehmen können (z. B. manche *Ericaceen)* [25].

Da die Grabwespen allen ihnen vorausgehenden *Hymenopteren* ebenso in Emsigkeit und Geschicklichkeit beim Aufsuchen des Blumenhonigs wie in Umsicht und Ausdauer bei ihrer Brutversorgung überlegen sind, so ist es sehr wol möglich, dass die ersten derartigen Umbildungen sich als Anpassungen an die Grabwespen selbst ausgebildet haben. Es ist dies um so weniger unwahrscheinlich, als mehreren höchst umfangreichen Familien, namentlich den *Labiaten* und *Papilionaceen*, die Anpassung an höhlengrabende *Hymenopteren* derart gemeinsam ist, dass sie auf ein hohes Alter, auf Ererbung von den gemeinsamen Stammeltern dieser umfassenden Familien hinweist, und als ferner die einfacheren Formen dieser Familien ausser von Bienen auch noch jetzt von Grabwespen besucht und gekreuzt werden. Die Stammeltern dieser jetzigen Bienenblumen-

familien mögen also sehr wohl Grabwespenblumen gewesen sein, ebenso wie die Stammeltern der jetzigen Bienenfamilie höchst wahrscheinlich Grabwespen gewesen sind. Seit der Entwicklung langrüsseligerer Bienen aber, denen alle Honigbezugsquellen noch weit zugänglicher sind als den Grabwespen, wird wahrscheinlich keine einzige Blume mehr ausschliesslich oder auch nur sehr überwiegend von Grabwespen befruchtet; es sei denn, dass gewisse, von gefürchteten Grabwespen viel besuchte Blumen aus Furcht vor diesen von anderen Blumenbesuchern gemieden werden, wie solches mit mehreren, von Wespen besuchten Blumen thatsächlich der Fall ist, die nach ihren fast ausschliesslichen oder doch sehr vorwiegenden Kreuzungsvermittlern wol als **Wespenblumen** bezeichnet zu werden verdienen.

So wurden z. B. die Blumen von *Epipactis latifolia,* die in der offenen halbkugeligen Schale ihrer Unterlippe eine reichliche Menge süssen Honigs absondern, in England (von CH. DARWIN) ausschliesslich von Wespen besucht gefunden[18], obgleich doch ihr Honig auch Bienen und Fliegen leicht zugänglich ist und in Deutschland (von CHR. CONR. SPRENGEL) auch eine Fliege mit auf den Rücken gekitteten Staubkölbchen dieser Art gefangen wurde. Die als Zierstrauch in unseren Gärten verbreitete Schneebeere *(Symphoricarpus racemosus)* lockt ebenfalls mit ihren honigreichen, weit offenen, der Grösse eines Wespenkopfes gerade entsprechenden, herabhängenden Glöckchen in wespenreichen Gegenden (z. B. bei Mühlberg in Thüringen) so zahlreiche Wespen an sich, dass diese fast ausschliesslich die Kreuzungsvermittlung übernehmen, wogegen an wespenärmeren Orten (z. B. bei Lippstadt) neben ihnen oder statt ihrer Bienen und Grabwespen eintreten. *Scrophularia nodosa,* deren kuglige Köpfchen sich ebenfalls durch weiten, einem Wespenkopfe bequemen Eingang und reichliche Absonderung leicht zugänglichen Honigs den Wespen ganz besonders empfehlen, wird selbst in wespenärmeren Gegenden (bei Lippstadt) sehr vorwiegend von Wespen besucht und befruchtet, daneben nur spärlich von Bienen *(Halictus* und *Bombus).* Bei den beiden ersteren dieser drei Beispiele dürfte wol hauptsächlich die Furcht vor den Wespen, bei *Scrophularia* ausserdem der widrige Geruch der Blume, der vielleicht mit ähnlichem Geschmacke des Honigs verbunden ist, die Bienen von häufigerer Ausbeutung der Blumen abhalten. Ausser dem Geruch weist auch die Farbe von *Scrophularia* auf Anpassung an einen ästhetisch weniger ausgebildeten Besucherkreis hin.

Dass die **Ameisen** als Fussgänger und mit ihrer Gewohnheit, an derselben einmal aufgefundenen Honigquelle andauernd sitzen zu bleiben, zur Kreuzungsvermittlung wenig geeignet sind, ist bereits früher hervorgehoben worden. Es wird daher höchst wahrscheinlich gar keine der ausschliesslichen oder auch nur vorwiegenden Kreuzungsvermittlung durch Ameisen angepassten Blumen (Ameisenblumen) geben. Nur Schutzmittel gegen den Honigraub der Ameisen scheinen bei manchen Blumen ausgebildet zu sein.

Dagegen haben die **Bienen,** die sowol sich selbst als ihre Brut ausschliesslich mit Blumennahrung beköstigen, als regelmässigste und emsigste Blumenbesucher nicht bloss sich selbst der Gewinnung der Blumennahrung in durchgreifendster Weise angepasst, sondern auch auf die Gestaltung der Blumen den tiefgreifendsten Einfluss gewonnen.

Schon die niedrigsten Bienen, welche noch ganz auf der Organisationshöhe der Grabwespen stehen und sich von ihnen ausschliesslich durch die Versorgung ihrer Brut mit Honig und Blüthenstaub unterscheiden *(Prosopis,* fig. 4) übertreffen an Fähigkeit und Neigung, verborgene, reicher fliessende Honigquellen offen liegenden unergiebigeren vorzuziehen, die Grabwespen mindestens eben so sehr als diese die Blattwespen; überdiess aber sind sie eifrige Pollensammler und auch als solche zur Kreuzungsvermittlung vorzüglich geeignet. Von ihnen aus aber führen zahlreiche Abstufungen zu immer langrüsseligeren und zugleich immer blumeneifrigeren Bienen, die immer einseitiger die reichsten tief geborgenen

Nektarien bevorzugen und dadurch eben so gewiss auch zur Ausprägung von Bienenblumen mit immer tiefer geborgenem Honig Veranlassung gegeben haben, als es den Blumen am vortheilhaftesten ist, die eifrigsten und geschicktesten Besucher als regelmässige Kreuzungsvermittler an sich zu locken.

Mit der Rüssellänge hat sich im Ganzen gleichzeitig auch die Ausrüstung zum Pollensammeln stufenweise gesteigert und vervollkommnet und die Bienen mehr und mehr befähigt, während des Honigsaugens auf denselben Blüthen nebenbei zugleich auch Blüthenstaub einzuernten. Wenn wir daher von der niedrigsten zu immer höheren Stufen einzeln lebender Bienen emporsteigen, so wird uns bei denselben ein immer spärlicheres Aufsuchen solcher Blumen, die nur Pollen darbieten, bemerkbar.

Der Uebergang zur Gesellschaftsbildung und die weitere Arbeitstheilung innerhalb der Gesellschaft führen jedoch in der Bienenfamilie naturnothwendig einen bedeutenden Umschwung in Bezug auf die Gewinnung der Blumennahrung herbei. Denn das gesteigerte Nahrungsbedürfniss einer zahlreichen Gesellschaft veranlasst dieselbe zu möglichst vollständiger Ausnutzung der in der Umgegend überhaupt vorhandenen Blumennahrung; neben den tieferen und reicheren Honigquellen werden daher von den Bienengesellschaften auch flachere und ärmere, neben den honighaltigen Blumen auch die nur Pollen darbietenden wieder reichlicher besucht. Und die Arbeitstheilung innerhalb der Gesellschaft erstreckt sich alsbald auch auf die Honig- und Pollenernte. Denn da aus dem Wettkampfe verschiedener gleichartiger Gesellschaften um die vorhandene Nahrung natürlich diejenigen als Sieger hervorgehen, welche die vortheilhafteste Methode der Nahrungsgewinnung befolgen, so muss durch Naturauslese mehr und mehr die für die Gesellschaft offenbar vortheilhafteste Sammelmethode ausgeprägt werden, die darin besteht, dass jedes Individuum, beim Honigsaugen sowol als beim Blüthenstaubsammeln, sich möglichst andauernd an eine und dieselbe Blumenart hält. In allen diesen Beziehungen lässt sich von den unausgebildeteren Gesellschaften der Hummeln zu den ausgebildeteren der Honigbienen noch eine erhebliche Vervollkommnung nachweisen.

Alle die genannten Verhältnisse lassen sich nur nachweisen, treten dann aber auch mit unzweifelhafter Sicherheit hervor, wenn man, wie ich es gethan habe, von möglichst zahlreichen Blumen Jahre lang alle verschiedenartigen Insektenbesuche möglichst vollständig beobachtet und aufzeichnet, und sodann die Blumen einerseits, die Insekten andererseits nach dem in Betracht kommenden Gesichtspunkte in verschiedene Kategorien ordnet und die Zahlen der verschiedenartigen Besuche einsetzt.

Unterscheiden wir a) Blumen mit unmittelbar sichtbarem Honig, b) Blumen mit nicht unmitttelbar sichtbarem, aber durch einfaches Abwärtsbewegen des Mundes erreichbarem Honig, c) Blumen mit völlig versteckτem Honig, welche der Bewegungsweise der höhlengrabenden *Hymenopteren* angepasst oder doch kurzrüsseligeren Besuchern unzugänglich sind, d) nur Pollen darbietende Blumen und stellen unter e) für die Pflanzen oder die Besucher nutzlose Besuche und berechnen dann, wie viel Procent von sämmtlichen in fünf Jahren beobachteten und in meinem Buche »über Befruchtung der Blumen durch Insekten« verzeichneten Blumenbesuchen verschiedener *Hymenopteren*abtheilungen auf jede dieser Blumenabtheilungen kommen, so ergiebt sich, als Veranschaulichung und zugleich als Beleg der oben aufgestellten Behauptungen folgende:

Statistische Uebersicht der stufenweisen Vervollkommnung der körperlichen und geistigen Befähigung der Hymenopteren zur Gewinnung der Blumennahrung [9].

	a.	b.	c.	d.	e.
Blattwespen	85,4	13,0	—	—	1,6
Grabwespen	63,7	30,0	4,8	1,5	—

	a.	b.	c.	d.	e.
Bienen auf der Organisationshöhe der Grabwespen *(Prosopis)*	45,2	33,3	7,1	11,9	2,4
Kurzrüsselige, einzeln lebende Bienen *(Andrena* und *Halictus)*	33,9	40,2	11,4	9,6	4,9
Mittelrüsselige einzeln lebende Bienen *(Cilissa, Panurgus, Dasypoda, Rhophites, Halictoides)*	9,6	65,4	17,3	5,8	1,9
Langrüsselige einzeln lebende Bienen *(Eucera, Anthophora, Saropoda)*	5,4	5,4	85,7	3,5	—
Unausgebildetere Gesellschaften, der Hummeln *(Bombus)*	9,1	26,3	55,6	4,0	5,0
Ausgebildetere Gesellschaften, der Honigbiene *(Apis mellifica)*	18,6	25,3	34,5	13,4	8,2

Entsprechend der stufenweise gesteigerten körperlichen und geistigen Ausrüstung der Bienen für die Aufsuchung und Gewinnung des Blüthenstaubes und Honigs haben sich natürlich auch die ihrer Kreuzungsvermittlung angepassten Blumen stufenweise vervollkommnet. Nur die unausgeprägteren Bienen sind ausnahmsweise noch einmal dumm genug, sich durch bunte Farbe und süssen Wohlgeruch wiederholt in eine Falle locken zu lassen, die sie zur Kreuzungsvermittlung nöthigt, ohne ihnen selbst einen merklichen Vortheil zu gewähren, wie wir es im 9. Kapitel von den Grabbienen *(Andrena)* in Bezug auf die Bienenfallenblume des Frauenschuh *(Cypripedium Calceolus)* gesehen haben. Im Ganzen genommen sind die Bienenblumen Mechanismen, welche, von den Bienen in Gebrauch genommen, nicht nur diese zur unbewussten Kreuzungsvermittlung nöthigen, sondern ihnen auch reiche Ausbeute an Blüthenstaub oder Honig oder beiderlei Genussmitteln gewähren. Und während die unausgeprägteren dieser Mechanismen auch den Grabwespen noch zugänglich sind und von ihnen thatsächlich besucht und gekreuzt werden (wie z. B. von den *Papilionaceen: Melilotus officinalis*, von den *Labiaten: Thymus, Salvia silvestris* u. a.), bieten andere, in ähnlicher Weise wie die Falterblumen, eine stufenweise gesteigerte Beschränkung auf immer engere Kreise immer langrüsseligerer und emsigerer Besucher dar.

Von Bienenblumen, die zur Ausbeutung ein Auseinanderzwängen eng zusammenschliessender Theile erfordern, bieten namentlich die *Papilionaceen* mannigfache Abstufungen dar von solchen Formen, die ursprünglich wol Grabwespenblumen gewesen sein können bis zu solchen, die nur noch den langrüsseligeren Bienen zugänglich sind. Die Gattung *Trifolium* allein weist eine Steigerung der Röhrenlänge von kaum 2 mm. *(T. fragiferum)* bis über 10 mm. *(T. alpestre)* auf. Noch zahlreichere Abstufungen finden sich von solchen Bienenblumen, die ein Hineinkriechen oder ein Hineinstecken des Kopfes in Röhren erfordern — namentlich in den Familien der *Labiaten* und *Scrophulariaceen*. Auch bei den regelmässigen, gerade nach unten gekehrten Bienenblumen finden sich Stufenreihen zunehmender Röhrenlänge, z. B. bei den *Ericaceen* [25], besonders deutlich aber in der Gattung *Ribes*, welche Abstufungen der Röhrenlänge von 0 *(R. alpestre)* bis zu 11 mm. *(R. aureum)* darbietet.

Dass die Umgestaltungen der Blumen unter dem Einflusse der Bienen sehr verschiedenen Alters sind, lässt sich mit grosser Wahrscheinlichkeit daraus schliessen, dass sie in einigen Fällen (z. B. bei *Papilionaceen* und *Labiaten*) ganzen Familien, in anderen (z. B. bei *Delphinium, Aquilegia, Aconitum,*) nur Gattungen gemeinsam sind, während in noch anderen Fällen der Uebergang von offenen, allgemein zugänglichen zu ausgeprägten Hummelblumen innerhalb einer und derselben Gattung sich vollzogen hat (z. B. in der Gattung *Gentiana*).

Wie bei den Falterblumen gewisse Schwärmer, eben so sind bei den einheimischen Bienenblumen gewisse Hummeln die zuletzt allein bevorzugten Gäste, denen sich zahlreiche Blumen in ihrer ganzen Gestaltung ausschliesslich angepasst haben, wie z. B. der den ganzen Sommer hindurch tagtäglich unserer Beobachtung zugängliche weisse Bienensaug *(Lamium album)*.

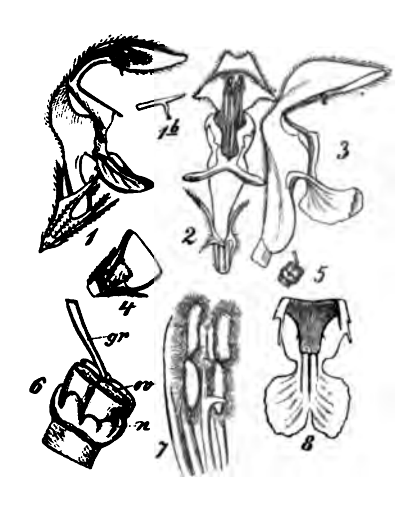


Fig. 23. Eine Hummelblume *(Lamium album).*

1 Blüthe, nach Hinwegschneidung der halben Oberlippe von der Seite gesehen. 1b Ende des Griffels. 2 Blüthe, gerade von vorn gesehen. 3 Blumenkrone, von der Seite gesehen. 4 Unterster Theil der Blüthe im Längsdurchschnitt. 5 Nektarium und Ovarium. 6 Desgl. stärker vergrössert. 7 Staubbeutel und Narbe, von unten gesehen. 8 Unterlippe, gerade von oben gesehen.

Der von der fleischigen Unterlage des Fruchtknotens in reichlicher Menge abgesonderte Honig wird hier in dem untersten schräg aufsteigenden Stücke der Blumenkrone beherbergt, gegen Regen und unberufene Insekten ebenso wohlverwahrt als den Hummeln bequem zugänglich. Denn der erweiterte, senkrecht aufsteigende Theil der Blumenkronenröhre hält alle zu kurzrüsseligen Bienen, der Haarkranz über dem Honigbehälter alle in die Blumen kriechenden kleinen Insekten und langrüsseligen Fliegen vom Genusse des Honigs ab. Und die gewölbte Oberlippe mit ihrer den Regen nicht haften lassenden Behaarung bildet ein Wetterdach, welches nicht nur die honighaltige Röhre, sondern auch Staubgefässe und Narbe gegen den Regen schützt und zugleich die letzteren in passender Lage hält, um gegen den Rücken jeder den Honig saugenden Hummel gedrückt zu werden. Den langrüsseligen Hummeln aber ist der Honig trotz dieser sorgfältigen Bergung bequem zugänglich, da sich die ganze Blumenform der Form und Bewegung der Hummeln zur bequemsten Honigausbeute und sicheren Kreuzungsvermittlung angepasst hat. Summend mit ausgestrecktem Rüssel kommt die honiggierige Hummel angeflogen. Auf die zweilappige Unterlippe sich stützend, mit den Vorderfüssen ihre verschmälerte Basis umfassend, steckt sie den Kopf in den weiten Eingang zwischen den stumpfen Seitenlappen hinein, und ihr Rüssel gelangt, durch die Gestaltung der Röhre sicher geführt, in der ihm bequemsten Biegung in den Safthalter hinab, während ihr Rücken zuerst die am weitesten nach unten hervorragende Narbe berührt und mit fernher mitgebrachtem Pollen behaftet, dann sich gegen die nach unten geöffneten Antheren drückt und neuen Blüthenstaub aufnimmt.

Nur die langrüsseligeren Hummeln und einige andere Bienen von ähnlicher Körpergrösse und Rüssellänge vermögen in der beschriebenen Weise den Honig zu erlangen und die Kreuzungsvermittlung zu leisten. Sie thun es aber bei gutem Wetter so überflüssig reichlich, dass man an schönen Sommertagen bisweilen schon Morgens zwischen 9 und 10 Uhr $^4/_5$ aller Blüthen ausgebeutet und gekreuzt findet. [23].

Wie vortheilhaft aber auch diese Aufsparung eines reichen Honigvorrathes für einen beschränkten Kreis eifrigster Blumenbesucher sein mag, mit einer Gefahr ist sie doch untrennbar verknüpft: sie reizt gewisse zur Auffindung des so versteckten Blumenhonigs hinreichend einsichtige, aber zu seiner normalen Erlangung zu kurzrüsselige Bienen zum Diebstahl mit Einbruch. So durchbeisst bei *Lamium album* an Blüthen und dem Aufblühen nahen Knospen ungemein häufig unsere kurzrüsseligste Hummel (die Erdhummel, *Bombus terrestris,* mit nur 7—9 mm. langem Rüssel) die Blumenkrone an ihrer Unterseite etwas über dem Kelche und stiehlt, den Rüssel durch eines der gebissenen Löcher steckend, den Honig, ohne den Blumen dafür den Dienst der Kreuzungsvermittlung zu leisten, und die Honigbiene *(Apis mellifica)* mit 6 mm. langem Rüssel, zu schwach, denselben Einbruch zu vollführen, benutzt die von der Erdhummel gebissenen Löcher zu gleichem Honigdiebstahl. Aklei *(Aquilegia),* Hohlwurz *(Corydalis),* rother Klee *(Trifolium pratense)* und zahlreiche andere den langrüsseligsten Bienen angepasste Blumen, befinden sich in demselben Falle. Bald durchbeisst *B. terrestris* ihre Honigbehälter mit den Oberkiefern, bald durchsticht sie dieselben mit den zusammengelegten Maxillarladen, im ersteren Falle 2 Löcher, im letzteren ein einziges als Eingangsöffnung für den Rüssel zur Gewinnung des

Honigs sich selbst bereitend [17]. Die blasig erweiterten Kelche mancher langröhrigen Blumen, z. B. *Silene inflata* und *Rhinanthus*, sind vielleicht als Schutzmittel gegen solchen Honigdiebstahl zur Ausprägung gelangt, obgleich auch sie noch bisweilen dieselbe Vergewaltigung erleiden.

Kapitel 14.
Anpassung der Blumen an Zweiflügler (*Diptera*).

Den Schmetterlingen bietet, wie wir gesehen haben, die ausnehmende Dünne oder Länge ihres Rüssels, den Bienen die durch das Graben von Bruthöhlen erlangte Fähigkeit und Neigung zur Ausführung eigenthümlicher Bewegungen die Möglichkeit dar, sich Blumenhonig zu verschaffen, welcher den übrigen blumenbesuchenden Insekten unzugänglich ist. Die Schlupfwespen sind durch ihre Uebung im Suchen in den fasst ausschliesslichen Alleinbesitz einiger Blumen gesetzt, die von Grabwespen und Bienen gemiedene Standorte bewohnen. Die räuberischen Wespen endlich verscheuchen durch die Furcht vor ihrem Giftstachel und ihren Fresszangen die übrigen Gäste von gewissen Blumen, die sie mit Vorliebe besuchen. Den Zweiflüglern steht keiner dieser Vorzüge zu Gebote. Sie müssen sich deshalb in der Regel mit dem Mitgenusse der Blumennahrung begnügen und sind daher gewöhnlich auch nur als Mitarbeiter an der Kreuzungsvermittlung für die Blumen von Wichtigkeit. Selbst die langrüsseligsten und blumeneifrigsten Fliegen *(Empiden*, fig. 17, *Conopiden*, 1—3, fig. 8, *Bombyliden* 4, 5, fig. 8 und von den *Syrphiden* vorzüglich *Rhingia* fig. 7), welche auch *Papilionaceen*, *Labiaten* und die mannigfachsten anderen den Bienen angepassten Blumen auszubeuten wissen, werden doch sämmtlich in dieser Fähigkeit von Bienen und Schmetterlingen weit überholt und befinden sich auch nicht annähernd im Alleinbesitze, ja gerade sie spielen nicht einmal eine vorwiegende Rolle als Besucher und Befruchter irgend einer Blume. Im Gegentheile sind gerade die kurzrüsseligen Fliegen, da sie sowol in Bezug auf die Menge der verschiedenen Arten als der Individuen von allen kurzrüsseligen Blumenbesuchern bei weitem am zahlreichsten sind, auf gewissen Blumen, nämlich auf solchen mit völlig offenem Honig, wie z. B. auf den Blüthenschirmen der *Umbelliferen* (fig. 19), nicht selten vorherrschend. Auch Blumen mit zwar etwas tiefer liegendem, aber noch unmittelbar sichtbarem Honig, wie z. B. diejenigen vieler *Rosifloren*, welche ihren Honig im Grunde einer offenen Schale bergen, werden häufig von den mannigfaltigsten, vorwiegend wieder von kurzrüsseligen Fliegen besucht. Gesellt sich zum leichtzugänglichen Honig noch eine schmutziggelbe oder schwärzlichpurpurne Farbe der Blume, wie z. B. einerseits bei Ahorn *(Acer)* und Perückenstrauch *(Rhus Cotinus)*, andererseits bei *Comarum palustre*, oder ein ekelhafter Geruch, wie z. B. beim Weissdorn *(Crataegus Oxyacantha)*, so treten die Fliegen als Besucher noch mehr in den Vordergrund. Denn die hauptsächlich durch grelle Farben angelockten Käfer, und die in ihrer Geschmacksrichtung in Bezug auf Farben und Gerüche mit uns im Ganzen übereinstimmenden Bienen und Schmetterlinge bleiben dann grösstentheils zurück, wogegen die an schmutziggelben stinkenden Kothhaufen und schwärzlichpurpurnem ekelhaft riechendem Fleische mit Wollust sich weidenden Fliegen gerade durch diese Ekelfarben und Gerüche sich um so mächtiger angezogen fühlen.

So eröffnen gerade diejenigen Eigenthümlichkeiten gewisser kurzrüsseliger *Dipteren*, welche wir am wenigsten als Vorzüge derselben bezeichnen möchten,

nämlich ihre Liebhaberei an Fäulnissstoffen und ihre völlig unausgebildete Blumeneinsicht, die Möglichkeit ihnen vorwiegend oder selbst ausschliesslich angepasster Blumen. Aber diese Blumen sind natürlich auch danach! Es sind missfarbige oder übelriechende Blüthen, welche die übrigen Blumenbesucher und uns selbst anekeln, und die sich daher nicht unpassend als **Ekelblumen** bezeichnen lassen. Als unausgeprägte Ekelblumen, welche andere Besucher nur sehr unvollständig zurückschrecken, können Weissdorn *(Crataegus Oxyacantha)*, Hollunder *(Sambucus nigra)*, Raute *(Ruta graveolens)* und *Calla palustris* [25], als ausgeprägte Haselwurz *(Asarum europaeum)* [25], gefleckter Aron *(Arum maculatum)* [25], vor allem aber zahlreiche ausländische *Aroideen, Asclepiadeen, Aristolochiaceen* und *Rafflesiaceen* bezeichnet werden, die durch ihren Aasgeruch Aas- und Fleisch-Fliegen in Menge an sich locken. Die vorzüglich am Cap zahlreich vertretenen *Stapelia*arten *(Asclepiadeen)* z. B. führen mit ihren grossen, purpurgefleckten und aasartig riechenden Blumen Aas- und Fleischfliegen *(Sarcophaga, Calliphora, Lucilia)* so vollständig irre, dass dieselben nicht nur, in der Meinung, faules Fleisch unter sich zu haben, mit ihren Rüsseln in die Blüthen tupfen, sondern sogar, durch den Aasgeruch verführt, in diese Blumen ihre Eier oder Maden legen [44], welche dann natürlich kläglich zu Grunde gehen.*)

Die mangelnde Blumeneinsicht der Aas- und Fleischfliegen und anderer kurzrüsseliger, Fäulnissstoffe liebender *Dipteren* giebt sich nicht bloss in der eben beschriebenen Art, sich durch Geruchseindrücke täuschen zu lassen, deutlich zu erkennen. Auch in Bezug auf Lockspeisen der Blumen nehmen sie leicht Schein für Wirklichkeit und haben dadurch die Ausprägung von Blumen veranlasst, welche durch Scheinnektarien sie täuschen und zur Kreuzungsvermittlung nöthigen, von Blumen, die wir hiernach als **Täuschblumen** bezeichnen können.

Bei dem allbekannten Fliegenblümchen *(Ophrys muscifera)* [25] z. B. trägt die purpurbraune, durch einen fahlbläulichen nackten Fleck noch mehr an faulendes Fleisch erinnernde Unterlippe an ihrer Basis zwei schwarze glänzende Knöpfchen, welche täuschend wie zwei Flüssigkeitstropfen aussehen und so gestellt sind, dass eine Fleischfliege, die eines dieser Knöpfchen beleckt, kaum vermeiden kann, das darüber stehende Staubkölbchen [18] sich an den Kopf zu kitten (ähnlich wie bei den in fig. 16 und 17 erläuterten Blumen) und in einer später besuchten Blüthe, in der sie eben so verfährt, mit dem Staubkölbchen gegen die Narbe zu stossen. Der grösste Theil der Unterlippe bedeckt sich nun einige Zeit nach dem Oeffnen der Blüthe mit Tröpfchen, welche in der That, wie die direkte Beobachtung gezeigt hat, Fleischfliegen *(Sarcophaga)* anlocken, die diese Tröpfchen leckend, gegen die beiden bloss scheinbaren Tropfen an der Basis der Unterlippe vorschreiten. Wenn dann die Fleischfliege vor ihrem Wegfliegen an den beiden Scheintropfen oder auch nur an einem derselben leckt und auf einer später besuchten Blüthe ebenso verfährt, so wird sie, durch dieselben getäuscht, zur Kreuzungsvermittlerin des Fliegenblümchens.

Aehnlich dürfte auch die Kreuzungsvermittlung der übrigen *Ophrys*arten sein. Eine Aehnlichkeit der *Ophrys*blumen mit Fliegen, Bienen oder Spinnen, wie sie die Namen *O. muscifera, apifera, aranifera, arachnites* andeuten, wird einem in Auffassung von Insektenformen geübten Auge sicherlich niemals auffallen, und ohne allen Zweifel haben diese ganz unbegründeten Vergleiche die Entdeckung der physiologischen Bedeutung der *Ophrys*blüthen mehr gehindert als gefördert.

---

*) Offenbar ist auch hier das hellsehende, zweckmässig handelnde Unbewusste E. v. Hartmann's schlecht auf seinem Posten!

Ein noch auffallenderes Beispiel von Täuschblumen bietet die Einbeere, *Paris quadrifolia* [25], dar, da sie gar nicht einmal Saft absondert, sondern lediglich durch trügerischen Schein Fliegen anlockt. In der Mitte ihre Blüthe glänzt, mit 4 purpurfarbenen, von Narbenpapillen rauhen Griffelästen gekrönt, der schwarzpurpurne Fruchtknoten, als wäre er von Feuchtigkeit bedeckt. Er lockt ebenfalls Fäulnissstoffe liebende *Dipteren* an sich, die ihn belecken, dann oft, die Staubgefässe als Abfliegestangen benutzend, sich mit Pollen behaften, den sie dann auf der nächsten Blüthe, auf deren Mitte sie auffliegen, zum Theil an deren Narben absetzen.

Eine Sicherung der Kreuzungsvermittlung aber ist bei der Flüchtigkeit und Unstetheit der fäulnissstoffliebenden Fliegen auf den Blumen, die sie besuchen, kaum zu erwarten, wofern nicht ein äusserer Zwang zur Kreuzungsvermittlung sich hinzugesellt.

In der That wird das Fliegenblümchen durch Fleischfliegen nur sehr spärlich befruchtet, aber die ausserordentlich grosse Zahl der in einer einzigen Fruchtkapsel erzeugten Samen gleicht diesen Mangel einigermassen aus, so dass es den Nothbehelf der Selbstbefruchtung noch entbehren kann. *Ophrys apifera* dagegen, dem wol noch spärlichere Kreuzungsvermittlung zu Theil wird, ist zu regelmässiger Selbstbefruchtung zurückgekehrt [18]. Ebenso ist der Einbeere, *Paris quadrifolia* , obgleich ihre Narben den Staubgefässen in ihrer Entwicklung weit voraus eilen, wodurch offenbar bei eintretendem Fliegenbesuch die Wahrscheinlichkeit der Kreuzung bedeutend gesteigert wird, doch die Möglichkeit geblieben, im Nothfalle sich durch Selbstbefruchtung fortzupflanzen. Bei den vorhergenannten unausgeprägten Ekelblumen tritt ebenfalls, obgleich andere Insekten noch erheblich mitwirken, bei ausbleibendem Insektenbesuche in der Regel Selbstbefruchtung ein; bei den ausgeprägteren aber sind meistens die Zwangseinrichtungen ausgebildet, von denen hier die Rede sein soll.

In der That hat sich daher bei den meisten Ekelblumen eine Einrichtung ausgebildet, welche die einmal angelockten unsauberen Gäste festhält, bis sie den Dienst der Kreuzungsvermittlung geleistet haben. Und zwar werden bei manchen derselben eine Mehrzahl von *Dipteren* in einen geräumigen Behälter, einen Blüthenkessel, gelockt und in demselben gefangen gehalten, bis die anfangs allein entwickelten Narben verblüht sind und die Staubgefässe sodann sich entleert haben. Alsdann erst werden sie, mit Pollen beladen, wieder entlassen, den sie in dem nächstbesuchten Blüthenkessel dann nicht umhin können, an den Narben abzusetzen **(Kesselfallenblumen)**.

Bei unserem gefleckten Aron *(Arum maculatum)* [25] z. B. hat sich der untere Theil der Blüthenscheide zu einer ringsum festgeschlossenen Düte, die einen geschützten Hohlraum, einen Blüthenkessel, umschliesst, zusammengerollt, während ihr oberer Theil ein weithin sichtbares Eingangszelt bildet, in welches winzige Mücken *(Psychoda phalaenoides)*, durch den urinartigen Geruch des Arum wundersam angezogen, hineinfliegen. In dieses Eingangszelt ragt aus der Tiefe des Blüthenkessels das schwärzlichpurpurne Kolbenende hervor, als Leitstange, an welcher die Mücken in den Blüthenkessel hinabkriechen. Der Eingang in denselben ist mit einem Gitter verschlossen, welches von den zu starren Stäben umgewandelten Staubgefässen am oberen Theile des Kolbens gebildet wird. Zwischen diesen Gitterstäben hindurch können nun zwar die winzigen Mücken sehr leicht in den Blüthenkessel hineinkriechen. Wenn sie aber wieder heraus wollen, so stossen sie, so oft sie ihrer Gewohnheit gemäss nach dem Hellen fliegen, an die Gitterstäbe ihres Gefängnisses und fallen in dasselbe zurück. Erst wenn die anfangs allein entwickelten Narben verwelkt sind und die Antheren ihren Blüthenstaub entlassen haben, werden die Gitterstäbe schlaff, die Ränder der Blüthenscheide thun sich etwas auseinander, und die kleinen Gefangenen spaziren mit Pollen beladen heraus, um im nächsten Blüthenkessel, in denen es ihnen ebenso ergeht, den Pollen an die Narbe abzusetzen. Eine ähnliche Kesselfalle bilden die Blüthen unseres Osterluzei *(Aristolochia Clematitis)*. Wie diese beiden Kesselfallenblumen durch Natur-

züchtung aus einfachen Ekelblumen hervorgegangen sein können, habe ich an einer anderen Stelle eingehender erörtert [25].

Bei anderen wird jede einzelne Fliege in der Blüthe, die sie besucht, festgeklemmt und erst nachdem sie sich mit Pollen behaftet hat, wieder entlassen; in später besuchten Blüthen bleibt dann ihr aus früher besuchten mitgebrachter Pollen an den Narben haften (**Klemmfallenblumen**).

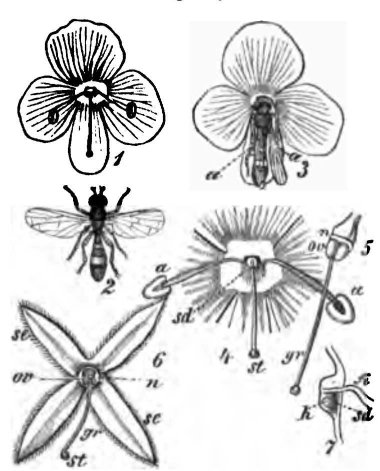
Bei mehreren ausländischen *Cypripedium*arten [25] z. B. werden Fliegen in derselben Weise, wie *Andrena*arten bei unserem *Cypripedium* (Kap. 9) in der Unterlippe gefangen und vor dem Wiederaustritt festgeklemmt und zur Kreuzungsvermittlung gezwungen. Bei den *Stapelia*arten, welche, wie alle *Asclepiadeen*, besondere Klemmkörper besitzen, an denen je 2 Pollenplatten befestigt sind, klemmen sich die besuchenden Aas- und Fleischfliegen, indem sie mit ihren fleischigen Rüsseln in die Blüthen tupfen, die Klemmkörper so fest an die Rüsselhaare, dass sie nebst den ihnen ansitzenden Pollenplatten hervorgezogen und auf andere Blüthen mitgenommen werden, wo bei gleicher Bewegung des Fliegenkopfes die Pollenplatten in die Narbenkammern gerathen und in denselben sitzen bleiben.

Bei *Pinguicula alpina* [25] klemmt sich die besuchende Fliege, in Folge steifer, schräg nach hinten gerichteter Haare der Unterlippe, derart in der Blüthe fest, dass sie nur wieder herauskann, indem sie sich beim Rückwärtsgehen möglichst nach oben drängt; dabei streift sie mit dem Rücken die Antheren und behaftet ihn mit Pollen, der sich in später besuchten jüngeren Blüthen an der Narbe absetzt.

Während in allen bisher genannten Fällen es nur die Dummheit und die den übrigen Blumenbesuchern antipathische Geschmacksrichtung gewisser *Dipteren* ist, welche zur Ausbildung ihnen ausschliesslich angepasster Blumen Veranlassung gegeben hat, giebt es doch auch einige Blumen in der einheimischen Flora, welche sich dem ausgeprägten Farbensinne und der besonderen Bewegungsweise gewisser kleiner Schwebfliegen angepasst haben, freilich ohne gleichzeitig andere Besucher vom Genusse der dargebotenen Genussmittel und von gelegentlicher Kreuzungsvermittlung auszuschliessen.



Fig. 24. Eine Schwebfliegenblume *(Veronica Chamaedrys)*.



1 Blüthe, gerade von vorne gesehen. 2 Kleine Schwebfliege *(Ascia podagrica)* vor der Blüthe schwebend und sich an ihrer Farbenpracht weidend. 3 Blüthe in dem Moment, wo die auf dem unteren Blatte angeflogene Schwebfliege die Wurzeln der Staubfäden erfasst und sich die Staubbeutel unter dem Leibe zusammenschlägt. 4 Blüthenmitte doppelt so stark vergrössert. 5 Stempel und Nektarium. 6 Kelch mit Stempel und Nektarium. 7 Blumenröhrchen im Längsdurchschnitt, n Nectarium, ov Ovarium, gr Griffel, st Stigma, Narbe, a Staubbeutel, fi Staubfaden, sd Saftdecke, h Honigtröpfchen, se Kelchblätter.

Unser gemeiner Ehrenpreis *(Veronica Chamaedrys)* mit seinen himmelblauen Blumen ist das gewöhnlichste und am genausten beobachtete Beispiel dieser Art. Einige kleine Schwebfliegen, besonders Arten der Gattungen *Ascia* und *Melanostoma*, die in ihrer Grösse gerade diesen Blumen entsprechen, sind es, denen sich dieselben auch in ihrem Bestäubungsmechanismus in zierlichster Weise angepasst haben. Selbst schön gefärbt und mit ausgeprägtem Farbensinne versehen, schwebt eine solche Schwebfliege vor der farbenprächtigen Blume secundenlang an ein und derselben Stelle, anscheinend am Anblicke derselben sich weidend, schiesst dann plötzlich vorwärts und setzt sich auf das unterste Blumenblatt, wobei sie den über der Mittellinie desselben frei

hervorstehenden, seinem Hintergrunde gleich gefärbten Griffel völlig übersieht und die Narbe mit der Bauchseite ihres Hinterleibes trifft, rückt dann mit ein paar Schritten bis zu der (durch den weissen Ring inmitten der himmelblauen Fläche und der noch dunkler blauen nach der Mitte zusammenlaufenden Linien) so scharf sich abhebenden Blüthenmitte vor und versucht mit den Vorderbeinen am Blütheneingange selbst Halt zu gewinnen, um den kurzen Rüssel in das kurze honighaltige Blumenröhrchen zu stecken. Wie der Griffel so sind auch die beiden Staubgefässe, welche rechts und links über den beiden seitlichen Blumenblättern divergirend hervorstehen, so weit sie über dem weissen Ringe liegen, weiss, so weit sie über der himmelblauen Fläche liegen, himmelblau gefärbt und dadurch der Wahrnehmung der Schwebfliege entzogen. Indem dieselbe nun mit den beiden Vorderbeinen im Blütheneingange selbst festen Halt sucht, schlägt sie sich die beiden Staubgefässe, die aus verdünnter auswärts gebogener Basis sich allmählich keulig verdicken, ohne es zu wissen und zu wollen, unter der Bauchseite ihres Hinterleibes zusammen (3 fig. 24), die sich dadurch reichlich mit Blüthenstaub behaftet. Auf jeder folgenden Blüthe wird daher von diesen kleinen Schwebfliegen sowol Belegung der Narbe mit dem von vorher besuchten Blüthen mitgebrachten Pollen, als Behaftung der Bauchseite mit neuem Pollen bewirkt.

Auch grössere Fliegen und Bienen besuchen diese Blumen gar nicht selten, bald um Pollen zu fressen oder zu sammeln, bald um Honig zu saugen, und bewirken dabei gelegentlich auch, in unregelmässiger, mehr zufälliger Weise, Kreuzung getrennter Stöcke. Aber nur als Anpassungen an die bezeichneten kleinen Schwebfliegen sind alle Eigenthümlichkeiten unserer *Veronica Chamaedrys* wohl verständlich.

Ganz ähnlich ist der Blüthenmechanismus der *Circaea*arten und der alpinen *Veronica urticaefolia.*

Da die einzelnen Anpassungen der Blumen an Insekten nur specielle Fälle der im 3. Kapitel im Allgemeinen erörterten Naturzüchtung sind, so ist der Kürze der Darstellung wegen auf die einzelnen Momente der hierbei wirksamen Auslese nicht weiter eingegangen worden. Es mag jedoch nachträglich hiermit ausdrücklich darauf hingewiesen sein, dass die Naturzüchtung der Blumen weit enger als die meisten anderen Arten von Naturzüchtung mit der von uns Menschen ausgeübten Züchtung neuer Thier- und Pflanzenrassen übereinstimmt und daher auch unserem Verständnisse in noch höherem Grade zugänglich ist. Denn ebenso wie wir selbst diejenigen Individuen der von uns gezogenen Arten zur Nachzucht auswählen, welche uns am besten gefallen oder am nützlichsten sind, und wie wir dadurch, auch ohne es zu wissen und zu wollen, die Ausprägung neuer Rassen veranlassen, die uns besser gefallen oder nützlicher sind als die ursprünglichen, ganz ebenso wirken auch die blumenbesuchenden Insekten als unbewusste Blumenzüchter, und alle diejenigen Eigenschaften der Blumen, welche unmittelbar nur den Insekten, erst mittelbar, durch den Besuch und die Kreuzungsvermittlung der Insekten, auch den Pflanzen zu gute kommen, sind in ganz demselben Sinne Züchtungsproducte der Insekten, in welchem wir die Blumen- und Frucht-Sorten unserer Gärten als unsere eigenen Züchtungsproducte betrachten. In beiden Fällen geht mit der züchtenden Auslese der mit bestimmten Bedürfnissen und Geschmacksrichtungen ausgestatteten empfindenden Wesen, die zur Ausbildung diesen nützlicher oder angenehmer Lebensformen führt, blinde Naturzüchtung, welche die ihren Lebensbedingungen nicht entsprechenden Formen vernichtet, die passenden erhält, Hand in Hand.

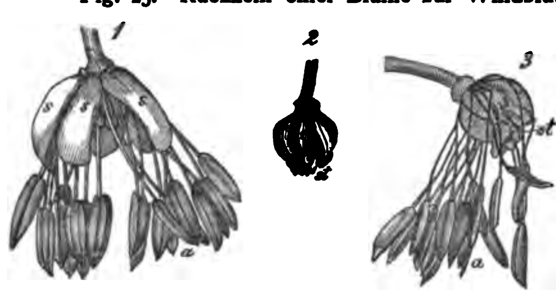
Ich habe den Ursprung der in den 4 letzten Kapiteln besprochenen Blumenformen von diesem Gesichtspunkte aus an einer anderen Stelle [25] eingehender beleuchtet.

Kapitel 15.
Einfluss neuer Lebensbedingungen auf bereits ausgeprägte Blumen.

Wir haben nun aus den vortheilhaften Wirkungen der Kreuzung sowol die erste Umbildung von Windblüthen in Insektenblüthen oder Blumen, als auch deren allmählich gesteigerte Ausrüstung mit Farben, Gerüchen und Lockspeisen und ihren stufenweisen Uebergang zu immer engerer Anpassung an bestimmte Insektenformen uns verständlich zu machen gesucht. Aber die einzelnen jetzt lebenden Blumenarten sind keineswegs alle, wie es hiernach scheinen könnte, das Endergebniss einer in gleicher Vervollkommnungsrichtung stetig fortschreitenden natürlichen Entwicklung; vielmehr sind in zahlreichen Fällen bereits vollkommen ausgeprägte und bestimmten Lebensbedingungen auf's engste angepasste Blumenformen unter dem Einflusse neuer Lebensbedingungen vollständig umgeprägt worden; in manchen Fällen ist sogar statt eines Fortschrittes in gleicher Richtung eine Umbildung in rückläufiger Richtung erfolgt.

So sind z. B. in mehreren insektenblüthigen Familien einzelne Familienglieder von glücklicheren Concurrenten in der Anlockung geflügelter Kreuzungsvermittler so vollständig überholt worden, dass ihnen solche schliesslich gar nicht mehr zu Theil wurden. Manche in diese Lage gekommene Arten mögen ausgestorben sein; manche aber sind dadurch erhalten geblieben, dass bei ihnen Abänderungen eintraten, die ihnen die Rückkehr zur Windblüthigkeit ermöglichten.

Fig. 25. Rückkehr einer Blume zur Windblüthigkeit. *(Thalictrum minus).*



1 Blüthe mit noch nicht aufgesprungenen Staubbeuteln. 2 Stempel derselben, mit schon empfängnissfähigen Narben. 3 Blüthe mit aufgesprungenen Staubbeuteln und bereits abgefallenen Kelchblättern.

Unter den *Ranunculaceen* z. B. ist die Gattung *Thalictrum* durch den gänzlichen Mangel der Blumenblätter und des Honigs gegen *Ranunculus* (fig. 1) und die meisten sonstigen Familienglieder bedeutend im Nachtheil. Wenn nun die ansehnlichen Büschel der lang hervorstehenden Staubfäden auffallend gefärbt sind, wie z. B. bei *Th. aquilegiaefolium* blass lila, so werden dadurch immer noch in hinreichender Menge pollenbegierige Schwebfliegen und Bienen angelockt, um gelegentliche Kreuzung zu bewirken. Fällt aber auch diese Augenfälligkeit hinweg, so werden die Insektenbesuche so spärlich, dass der Pflanze Vernichtung droht, und dass Kreuzung durch den Wind begünstigende Abänderungen, wenn sie auftreten, von entscheidendem Vortheile sein und durch Naturzüchtung ausgeprägt werden müssen. So ist es bei *Thalictrum minus* (fig. 25.) geschehen, deren Staubfäden schlaff herabhängen, so dass die glatten, kaum noch klebrigen Pollenkörner leicht vom Winde erfasst und auf die bereits entwickelten Narben jüngerer Blüthen übergeführt werden können. In ähnlicher Weise ist aus der insektenblüthigen Familie der *Rosaceen Poterium Sanguisorba,* aus der insektenblüthigen Familie der *Compositen* der Familienzweig der *Artemisiaceen* zur Windblüthigkeit zurückgekehrt.

Was in diesen Fällen inmitten eines von blumenbesuchenden Insekten reich bevölkerten Gebietes die überlegene Concurrenz anderer Blumen bewirkt hat, ist in anderen Fällen durch das Verschlagenwerden einer Blumenart auf ein der beflügelten Kreuzungsvermittler entbehrendes Eiland veranlasst worden.

So findet sich auf der sturmgepeitschten Fläche Kerguelenlands, auf welcher geflügelte Insekten nicht bestehen können, weil jeder Fliegversuch sie dem Ertrinkungstode aussetzt, eine

windblüthige *Crucifere, Pringlea antiscorbutica*, die ihren Geburtsschein, welcher ihre Abkunft von insektenblüthigen Eltern nachweist, noch bei sich trägt. Während sie nämlich auf dem grössten Theile der Insel bereits blumenblattlos geworden ist, entwickelt sie an geschützten Plätzen häufig noch Blumenblätter, und zwar so, dass manche Blumen desselben Blüthenstandes nur ein einziges, andere zwei, drei oder vier derselben besitzen. Und diese Blumenblätter sind nicht immer von bleich grünlicher Farbe, sondern gelegentlich mit Purpur geschmückt (*Nature, Vol. XII p. 35*).

Auch die grosse Blumenarmuth entlegener oceanischer Inseln, das Ueberwiegen von Farnkräutern und das Vorkommen baumartiger *Compositen* auf vielen derselben lässt sich aus der Abhängigkeit der Blumen von den ihre Kreuzung vermittelnden Insekten und der Umprägung bereits ausgeprägter Blumen unter dem Einflusse veränderter Lebensbedingungen erklären [29].

Ihre Pflanzen werden diesen Inseln als Sporen oder Samen durch irgend welche natürlichen Transportmittel, namentlich durch Meeresströmungen, durch den Wind und durch Wasservögel vom Festlande oder anderen Inseln aus zugeführt. (Albatrosse, Möven, Seetaucher und viele andere Schwimmvögel nisten landeinwärts, oft inmitten dichter Vegetation, und schleppen höchst wahrscheinlich oft ihrem Gefieder anhaftende Samen von Insel zu Insel auf weite Entfernungen.) Insekten mögen hauptsächlich durch heftige Stürme auf entlegene oceanische Inseln verschlagen werden. Bei dieser äusserst spärlichen und rein zufälligen Zusammenwürfelung von Blumen und Insekten müssen die ersteren in allen denjenigen, wahrscheinlich überwiegend häufigen Fällen, in denen sich zu ihrer Kreuzungsvermittlung geeignete Insekten nicht vorfinden, sobald sie sich nicht mehr durch stete Selbstbefruchtung zu erhalten vermögen, entweder zu Windblüthlern werden oder aussterben. Windblüthler dagegen, und ebenso Nacktblüthler, die in Folge der Leichtigkeit ihrer Sporen zum Transporte auf entlegene Inseln durch Vermittlung des Windes besonders geeignet erscheinen, sind jener Gefahr, durch Ausbleiben der Kreuzungsvermittlung auszusterben, weniger ausgesetzt. Auf äusserst insektenarmen Inseln, wie z. B. Tahiti und Juan Fernandez, können daher auch Blumen nicht gedeihen, und Farnkräuter, von der Concurrenz phanerogamischer Gewächse fast ganz befreit, zu so entschiedenem Uebergewichte gelangen, wie es thatsächlich dort stattfindet.

Von den Blumen aber sind besonders geeignet zur Uebertragung auf entlegene oceanische Inseln die *Compositen*, sowol wegen der leichten Verbreitung ihrer mit einer Flugvorrichtung ausgerüsteten Samen, als wegen ihrer Fähigkeit, Insekten der verschiedensten Art als Kreuzungsvermittler zu benutzen. Es brauchen die auf insektenarmen Inseln verschleppten *Compositen* durch Naturzüchtung nur hinlänglich kräftig zu werden, um die Concurrenz der Farnkräuter zu besiegen und langlebig genug, um auch mit einer erst nach Jahren einmal erfolgenden Kreuzung auszureichen, so sind sie ihren neuen Lebensbedingungen ganz entsprechend ausgerüstet. So erklärt es sich, dass den verschiedensten Abtheilungen der umfangreichen *Compositen*familie angehörige Arten auf ganz verschiedenen weit vom Festlande abgelegenen Inseln (Galopagos, Juan Fernandez, St. Helena, Sandwichinseln und Neuseeland) baumartig geworden sind.

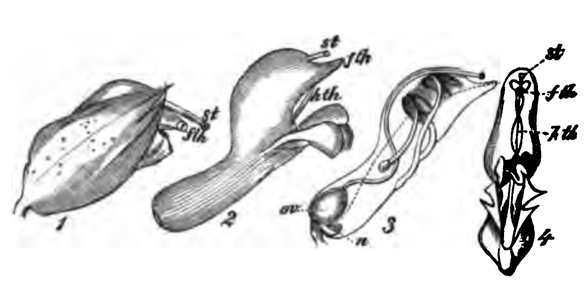
Ebenso wie beim Verschlagenwerden auf entlegene oceanische Inseln sind auch beim Ersteigen alpiner Höhen manche bereits ausgeprägte Blumen umgeprägt worden, in diesem Falle freilich nicht in Folge grosser Seltenheit von Kreuzungsvermittlern, sondern in Folge eines ganz anderen Zahlenverhältnisses zwischen den die Blumen besuchenden Insektenformen. In dem Verhältnisse der am Blumenbesuche betheiligten Insektenabtheilungen tritt nämlich alpenaufwärts dadurch eine sehr auffallende Veränderung ein, dass gegen die Baumgrenze hin die kleineren Bienen fast ganz verschwinden und nur die Hummeln, welche sich in tief in die Erde gegrabenen Nestern gegen die strenge Kälte des fast drei Vierteljahre dauernden Alpenwinters zu schützen vermögen, bis gegen die Schneegrenze hin aushalten, wogegen die Schmetterlinge, wenigstens die Tagfalter, bis zur Schneegrenze in erstaunlicher Individuenzahl sich umhertreiben und an verhältnissmässiger Häufigkeit gegen die übrigen Insektenabtheilungen,

mit Ausnahme der Hummeln, immer mehr in den Vordergrund treten. Diesem veränderten Insektenbestande entsprechend ist die Zahl derjenigen Blumen, welche für ausschliessliche Befruchtung durch Schmetterlinge ausgerüstet sind, auf den Alpen viel grösser als in der Ebene, und viele Blumenarten der Ebene, welche nur durch Bienen oder durch Bienen und Fliegen befruchtet werden, haben auf den Alpen Geschwisterarten wohnen, denen ausschliesslich Schmetterlinge als Kreuzungsvermittler dienen.

Z. B. werden *Daphne mezereum*, *Viola tricolor*, *Rhinanthus crista galli (major* und *minor)* und alle *Gentiana*arten der Ebene theils durch Bienen und Fliegen, theils ausschliesslich durch Bienen (besonders Hummeln) befruchtet, ihre alpinen Geschwisterarten dagegen, *Daphne striata* [24], *Viola calcarata* [24], *Rhinanthus alpinus* [24] und die ganze Gruppe alpiner *Gentiana*arten, zu welcher *G. bavarica* gehört, die Untergattung *Cyclostigma* [24], nur durch Schmetterlinge. Ebenso werden die Schlüsselblumen-Arten der Ebene durch Bienen, hauptsächlich Hummeln, diejenigen der Alpen, *Primula integrifolia*, *villosa* [24], *farinosa* u. a., nur durch Schmetterlinge befruchtet.

Die Geschwisterarten (Arten derselben Gattung) haben in diesen Fällen, den verschiedenen Kreuzungsvermittlern entsprechend, auch verschieden gestaltete Blumen, und es lässt sich in mehreren dieser Fälle aus der steigenden Complicirtheit der Blumenform mit Bestimmtheit erkennen, dass in ein und derselben fortlaufenden Generationsreihe erst Anpassung an Bienen, dann an Bienen und Schmetterlinge zugleich, endlich an Schmetterlinge allein erfolgt ist.

Fig. 26. Umprägung einer Hummelblume zur Falterblume *(Rhinanthus alpinus)*.



1 Eine jüngere, noch fast ganz in den Kelch eingeschlossene Blüthe. 2 Blumenkrone einer älteren Blüthe. 3 Dieselbe, durch sorgfältige Entfernung der vorderen Hälfte offen gelegt. 4 Aeltere Blüthe, von vorne gesehen. hth Hummelthüre, dicht verschlossen, fth Falterthüre, geöffnet und durch zwei blaue seitliche Läppchen bemerkbar gemacht. Die punktirte Linie bezeichnet den Weg des Falterrüssels. Zieht sich derselbe honigbenetzt aus der Blüthe zurück, so bleibt er mit Pollen behaftet, der sich bei der nächst besuchten jüngeren Blüthe, zum Theil an der die Falterthür überragenden Narbe absetzt.

Bei *Rhinanthus* z. B. sind die der Kreuzungsvermittlung durch Hummeln angepassten Blüthen dadurch zu Falterblumen geworden, dass sich der breit offene Längsspalt der helmförmigen Oberlippe, durch welchen, dicht unter den Staubbeuteln, die Hummeln ihren Rüssel in die Blüthe stecken, durch dichtes Zusammenlegen der ihn umgebenden Ränder geschlossen, statt dessen aber in der schnabelförmigen Hervorragung der Oberlippe, dicht unter der hervorragenden Narbe, eine besondere Eingangsöffnung für die Rüssel der Falter ausgebildet und durch zwei blaue seitliche Läppchen bemerkbar gemacht hat.

Dieser Uebergang von der Anpassung an Hummeln zu derjenigen an Falter kann aber natürlich nicht unvermittelt erfolgt sein. Er lässt vielmehr als nothwendige Zwischenstufe einen Zustand der Blume voraussetzen, in welchem sich, neben den ursprünglich allein thätigen Hummeln, beim Aufrücken in alpine Höhen, auch zahlreiche Falter an ihrem Besuche betheiligten, und über der geöffneten Hummelthüre durch Naturauslese ein besonderes Thürchen für die besuchenden Falter gezüchtet wurde, welches auch diese zu Kreuzungsvermittlern machte. Der besonders in der subalpinen Gegend häufige *Rhinanthus alectorolophus* bietet uns noch heute diese Doppelanpassung, gleichzeitig an Hummeln und an Falter, dar. Er hat beiderlei Thüren geöffnet und wird von beiderlei Gästen besucht und gekreuzt [24].

In demselben Verhältnisse zu einander stehen *Viola tricolor* der Ebene, eine Bienenblume, ihre subalpine Abart *var. alpestris*, sowol von Bienen als von Schmetterlingen besucht und befruchtet, und die hochalpine *Viola calcarata*, eine ausgeprägte Falterblume [24], ferner von der Gattung *Gentiana* die den Hummeln angepasste Untergattung *Coelanthe* und die den *Macroglossen* und z. Th. vielleicht Tagfaltern angepasste *Cyclostigma* [24].

Es unterliegt hiernach wol kaum einem Zweifel, dass gewisse Alpenblumen ursprünglich aus der schmetterlingsärmeren und bienenreicheren Ebene oder niedern Berggegend gekommen sind, bereits völlig ausgerüstet für die Kreuzungsvermittlung durch Bienen, und dass sie die Umprägung in ihre heutige Form der veränderten Insektenwelt verdanken, welche sie beim Ersteigen alpiner Höhen antrafen.

Kleistogamie als Entwicklungshemmung.

Während in den bisher betrachteten Fällen die neuen Lebensbedingungen durch das Erhaltenbleiben der ihnen am besten entsprechenden Abänderungen langsam, im Laufe vieler Generationen, umbildend auf die Gestaltung der Blumen einwirkten, fehlt es andererseits auch nicht an Beispielen, in denen sehr ungünstige neue Lebensbedingungen plötzlich eine Entwicklungshemmung, ein Zurückbleiben der Blüthen im Knospenzustande herbeizuführen scheinen, ohne dass dadurch die Fortpflanzung vereitelt wird. Nicht selten erfolgt nämlich unter solchen Umständen im Innern der knospenartig geschlossen bleibenden Blüthe Selbstbefruchtung, die von voller Fruchtbarkeit begleitet ist (Kleistogamie).

Bei verschiedenen Wasserpflanzen (*Ranunculus aquatilis*, *Alisma natans*, *Subularia aquatica*) bleiben die Blüthen, wenn der Wasserstand zu hoch ist, als dass sie die Oberfläche desselben erreichen könnten, bei übrigens unverändertem Bau geschlossen, befruchten sich in geschlossener Hülle, kleistogam, selbst und bringen Samen hervor, die zur Forterhaltung der Art genügen. Auch manche Landpflanzen öffnen bei kaltem, regnerischem Wetter ihre Blüthen nur halb, wie z. B. *Veronica hederaefolia* oder gar nicht wie z. B. *Drosera rotundifolia* und *intermedia*, und pflanzen sich dann ebenfalls durch Selbstbefruchtung fort. In anderen Fällen scheint Versetzung in ein anderes Klima das Geschlossenbleiben der Blüthen verursacht zu haben, wie z. B. bei *Oryza clandestina* (*Leersia oryzoides*), deren Blüthen fast immer in den Blattscheiden eingeschlossen, kleistogamisch, sich zur Frucht entwickeln. Die volle Fruchtbarkeit, welche den kleistogamen Blüthen trotz der ungünstigen äusseren Einflüsse eigen ist, mag wol durch den Wärmegewinn, welchen das Geschlossenbleiben der Blüthenhülle offenbar mit sich bringt, wesentlich mit bedingt sein. Im Gegensatze zu dieser plötzlich als Entwicklungshemmung auftretenden Kleistogamie, welche in der Regel alle Blüthen einer Pflanze gleichmässig betrifft, werden unter gewissen Bedingungen auch durch Naturauslese kleistogame Blüthen gezüchtet, wenn an demselben Stocke grosshüllige und kleinhüllige Blumen neben einander auftreten. Davon im nächsten Kapitel.

Kapitel 16.

Gross- und kleinhüllige Blumen bei Pflanzen derselben Art [30, 31].

Ungemein häufig treten bei Pflanzen derselben Art entweder auf verschiedenen Stöcken oder auch auf einem und demselben Stocke verschiedene Blumenformen neben einander auf. In vielen Fällen scheint die Ausprägung derselben von dem Variiren der Grösse der gefärbten Blüthenhüllen, in anderen von dem Variiren der Länge der Staubgefässe und Griffel ausgegangen zu sein. Wir wollen in diesem Abschnitte die ersteren, im nächsten die letzteren Fälle in's Auge fassen und uns ihre Entstehung zu erklären suchen, müssen jedoch sogleich vorausschicken, dass noch manche andere Fälle von Mehrgestaltigkeit der Blumen

bekannt sind, die uns bis jetzt noch als völlig unentzifferte Räthsel gegenüberstehen.

Dass die Grösse der gefärbten Blüthenhüllen nicht selten in der Weise variirt, dass bei derselben Pflanzenart neben einander grossblumige und kleinblumige Stöcke auftreten, ist bereits im 7. Kapitel bei der Erörterung der Wirkung gesteigerter Augenfälligkeit der Blumen, im Einzelnen nachgewiesen worden. Nicht minder geläufig ist jedem Botaniker die Thatsache, dass auch häufig auf demselben Pflanzenstocke manche Blumen grössere gefärbte Blüthenhüllen haben als andere. Wenn wir nun in jedem einzelnen Falle alle diejenigen Umstände berücksichtigen, welche auf die Naturzüchtung der Blumen nachgewiesenermaassen bestimmend einwirken, so dürfen wir hoffen, dass es uns gelingen wird, manche Erscheinungen der Blumenwelt, in denen wir Besonderheiten der Befruchtungseinrichtung mit Grössenunterschieden der gefärbten Blüthenhüllen constant verknüpft finden, als nothwendige Producte einer natürlichen Entwicklung uns verständlich zu machen.

Welches sind nun aber die Umstände, welche auf die Naturzüchtung der Blumen nachgewiesenermaassen bestimmend einwirken? Zuerst und vor Allem natürlich die verschiedenen Wirkungen der Kreuzung und Selbstbefruchtung, die wir im dritten Kapitel kennen gelernt haben. Wenn nämlich die aus Kreuzung hervorgehenden Nachkommen im Wettkampfe mit aus Selbstbefruchtung hervorgehenden schliesslich immer obsiegen, bei ausbleibender Kreuzung aber die meisten Pflanzen auch durch Selbstbefruchtung sich viele Generationen hindurch fortpflanzen können, so muss Naturauslese bei solchen Blumen, denen stets überreichlicher Insektenbesuch zu Theil wird, diejenigen zufällig auftretenden Abänderungen als bleibende Eigenthümlichkeit züchten, welche Kreuzung durch die Besucher unausbleiblich machen, gleichgültig, ob dabei die Möglichkeit der Selbstbefruchtung verloren geht oder nicht. Ist dagegen der Insektenbesuch unzureichend, so können nur solche Blumeneinrichtungen durch Naturzüchtung ausgeprägt werden, welche mit Ermöglichung oder Begünstigung der Kreuzung bei eintretendem Insektenbesuch die Sicherung der Selbstbefruchtung beim Ausbleiben desselben vereinigen.

Daraus folgt nun zweitens, dass vor Allem die Reichlichkeit des Insektenbesuchs auf die Richtung der Naturzüchtung der Blumen von entscheidendem Einflusse sein muss. Die Reichlichkeit des Insektenbesuches ist aber nicht nur von der Augenfälligkeit und dem Wohlgeruche einer Blume und von der Reichlichkeit und Schmackhaftigkeit der von ihr dargebotenen Lockspeisen, sondern auch von der Concurrenz der an demselben Orte gleichzeitig blühenden anderen Blumen*), von dem Pollen- und Honigbedarf der an demselben Orte während der Blüthezeit thätigen Insekten und von den gerade obwaltenden Witterungsverhältnissen, also von sehr mannigfaltigen und wandelbaren Umständen abhängig. Es lässt sich daher kaum anders als durch umfassende directe Beobachtung feststellen, ob einer Blume unter normalen Verhältnissen überreichlicher oder ungenügender Insektenbesuch zu Theil wird.

Erst wenn diese Frage entschieden ist, können wir drittens beurtheilen, in welcher Weise ein Variiren der Grösse der gefärbten Blüthen bestimmend auf

*) Einen schlagenden Beleg hierfür liefert bei Lippstadt *Primula elatior*, die bis zum Aufblühen von *Geum rivale* von Hummeln sehr reichlich, alsdann aber nur noch sehr spärlich besucht wird, indem die Hummeln nun vorwiegend der letzteren Blume sich zuwenden.

die Naturzüchtung der gross- und kleinhülligen Blumen einwirken kann und muss. Denn es ist klar, dass bei überreichlichem Insektenbesuche, wenn also die Nachfrage nach Honig*) grösser ist als das Angebot der Pflanze, alle ihre Blumen, auch die kleineren, ihre Honigabnehmer und damit ihre Kreuzungsvermittler finden, wenn auch die am wenigsten in die Augen fallenden kleinhülligen von jedem Besucher in der Regel natürlich erst zuletzt ausgebeutet werden. Indem aber letzteres der Fall ist, wird ihr Pollen wenig oder gar nicht mehr auf weiter besuchte Blüthen gleicher Art übertragen, ihre Antheren werden nutzlos und durch Naturauslese beseitigt: die kleinhülligen Blumen von Insekten stets überreichlich besuchter Pflanzen werden rein weiblich.

Ist dagegen der Insektenbesuch nur eben noch oder überhaupt gar nicht mehr ausreichend, das Angebot von Lockspeisen seitens der Blumen also grösser, als die Nachfrage nach denselben seitens der Insekten, so werden die weniger in die Augen fallenden kleinhülligen Blumen gar nicht mehr besucht, sie »bleiben sitzen,« ohne Kreuzungsvermittlung zu erfahren; sie können daher durch Naturauslese nicht zu rein weiblichen, sondern nur zu regelmässig sich selbst befruchtenden gezüchtet werden, wie im 7. Kapitel bei Erörterung der Wirkung gesteigerter Augenfälligkeit bereits im Einzelnen nachgewiesen worden ist.

Sind diese Schlussfolgerungen richtig, so lassen sich folgende Fälle hinstellen, welche aus denselben erklärt werden können:

I. Es treten neben einander grossblumige und kleinblumige Stöcke derselben Pflanzenart auf.

A. Das Angebot von Lockspeisen seitens der Pflanze überwiegt die Nachfrage nach denselben seitens der Insekten. Dann entstehen grossblumige, für Kreuzung ausgerüstete, und kleinblumige, sich selbst befruchtende Stöcke *(Euphrasia officinalis, Viola tricolor (fig. 14.),* die sich zu Subspecies *(Rhinanthus major* und *minor)* und Species *(Malva silvestris* und *rotundifolia)* ausprägen können. (Vgl. Kapitel 7.)

B. Die Nachfrage nach Lockspeisen überwiegt das Angebot, der Pflanze wird überreichlicher Insektenbesuch zu Theil: dann werden die durchschnittlich zuletzt besuchten kleinhülligen Blumen rein weiblich. Was aus den zuerst besuchten grossblumigen wird, hängt davon ab, ob bei ihnen Kreuzung bereits gesichert ist oder nicht.

1. Ist die Blumeneinrichtung bereits eine solche, welche die besuchenden Insekten zur Kreuzungsvermittlung nöthigt, so kann Naturzüchtung an den grosshülligen Blumen keine die Wahrscheinlichkeit der Kreuzung steigernde Umbildung mehr hervorbringen. Es entsteht also eine Pflanze mit zweierlei Stöcken, von denen die einen grosshüllige Zwitterblumen (zweigeschlechtige Blumen) mit einer die Kreuzung sichernden Blütheneinrichtung, die anderen kleinhüllige, rein weibliche Blumen besitzt, eine gynodiöcische Pflanze [31].

Die Gundelrebe [30] *(Glechoma hederacea)* und manche andere Labiaten (*Thymus Serpyllum* und *vulgaris, Origanum vulgare, Prunella vulgaris, Mentha arvensis* und *aquatica, Calamintha Nepeta, Salvia pratensis)* befinden sich in diesem Falle. Sie alle existiren in grossblumigen und kleinblumigen Stöcken mit reicher Honigabsonderung und überreichlichem Insektenbesuch. Bei ihnen allen ist dadurch, dass die Narbe den Staubgefässen in ihrer Entwicklung vorauseilt, schon in den Zwitterblumen Kreuzung bei eintretendem Insektenbesuche gesichert. Bei ihnen allen

*) In der Regel sind es nur honighaltige Blumen, denen stets überreichlicher Insektenbesuch zu Theil wird.

sind daher die grosshülligen Blumen zweigeschlechtig (zwitterig) geblieben, die kleinhülligen dagegen, welche von jedem Besucher in der Regel erst zuletzt ausgebeutet werden, rein weiblich geworden, und mit der Ersparniss der Pollenproduction haben die letzteren überdiess an Fruchtbarkeit zugenommen.

2. Sind dagegen die Blumen noch der Selbstbefruchtung ausgesetzt, während grossblumige und kleinblumige Stöcke neben einander auftreten, so werden bei überreichlichem Insektenbesuche, falls geeignete Abänderungen auftreten, durch Naturzüchtung nicht nur die kleinhülligen Blumen rein weiblich, sondern gleichzeitig die grossblumigen rein männlich werden, da hierdurch Kreuzung durch die Besucher gesichert, Selbstbefruchtung durch dieselben beseitigt wird. Es entstehen also diöcische Pflanzen.

So kommt z. B. Spargel [23] in der Regel, *Ribes alpinum, Rhus typhina* u. a. wohl stets in zweierlei Stöcken vor, von denen die einen grosshüllige rein männliche Blumen mit Stempelrudimenten, die anderen kleinhüllige rein weibliche Blumen mit Staubgefässrudimenten tragen. (Ausnahmsweise tritt Spargel auch zwitterblüthig und in mannigfachen Zwischenstufen auf.)

Bei solchen diöcischen Insektenblüthlern, die schon vor langen Zeitepochen zur Getrenntgeschlechtigkeit zurückgekehrt sind, haben sich endlich auch die verkümmerten Ueberreste des anderen Geschlechts, sofern sie nicht irgend welche andere Funktion ausübten, vollständig verloren.

In der Familie der Gurkengewächse *(Cucurbitaceen)* z. B., bei welcher sich, nach der Verbreitung dieser Erscheinung zu schliessen, grosshüllige männliche und kleinhüllige weibliche Blumen schon bei den gemeinsamen Stammeltern eines umfassenden Familienzweiges, wenn nicht der ganzen Familie ausgebildet zu haben scheinen, sind in der Regel in den männlichen Blüthen sowol als in den weiblichen die Rudimente des anderen Geschlechtes vollständig oder fast vollständig verschwunden. Bei der in unseren Hecken als Unkraut gemeinen *Bryonia dioica* z. B. zeigen die männlichen Blüthen keine Spur eines Stempels; in den weiblichen dagegen sind Staubfadenrudimente erhalten geblieben, weil die Haare derselben als Saftdecke dienen.

Treten in Folge noch grösserer Variabilität eine ganze Reihe verschiedener Stöcke auf, die sich alle in der Grösse der Blumenkrone unterscheiden, so kommt ausser der Naturauslese, die auch in diesem Falle in den Blüthen mit grösserer Corolla die Stempel, in denen mit kleinerer die Staubgefässe mehr oder weniger vollständig beseitigt, in sehr deutlicher Weise die Compensation des Wachsthums in's Spiel und bewirkt, dass in den männlichen Blüthen die Pistillrudimente um so mehr verkümmern, je mehr die Blumenkrone sich vergrössert, dass dagegen in den weiblichen Blüthen die Pistille sich um so stärker entwickeln, je mehr Blumenkrone und Staubgefässe an Grösse herabsinken.

So existirt *Valeriana dioica* [30] in (wenigstens) viererlei mit verschiedenen Blumen ausgestatteten Stöcken: 1. solchen mit männlichen Blumen ohne Pistillüberrest und mit grössten Blumenkronen 2. Stöcken mit männlichen Blumen, mit Pistillüberrest und etwas kleineren Blumenkronen 3. Stöcken mit weiblichen Blumen mit deutlichen Antherenüberresten und noch kleineren Blumenkronen und 4. Stöcken mit weiblichen Blumen, die kaum noch sichtbare Antherenüberreste, aber die entwickeltsten Fruchtknoten und Griffel enthalten. Einen ähnlichen Fall von Blüthentetramorphismus hat Ch. Darwin bei *Rhamnus Cathartica* [3] beobachtet.

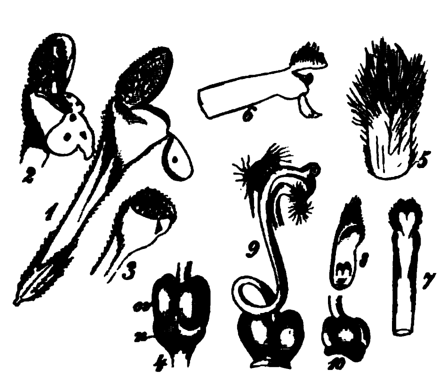
II. Es treten an demselben Stocke grosshüllige und kleinhüllige Blüthen auf.

A. Das Angebot an Lockspeisen seitens der Pflanze überwiegt die Nachfrage nach denselben seitens der Insekten. Die kleinhülligen Blüthen bleiben unbesucht.

In diesem Falle kommt die gelegentliche Kreuzung der grosshülligen Blüthen beiderlei Blumenformen gleichmässig zu Gute, da ja beide aus demselben Samenkorn sich entwickeln, und die Möglichkeit der Kreuzung wird dadurch für die

kleinhülligen Blumen ganz überflüssig. Zur Selbstbefruchtung aber brauchen sie weder sich zu öffnen, was ja immer mit Wärmeverlust durch Verdunstung und Kohlensäureentwicklung verknüpft ist, noch eine augenfällige Blüthenhülle, noch wohlriechende Düfte zu entwickeln, noch Honig abzusondern, noch einen Pollenüberschuss zu erzeugen, und da die Ersparniss dieses ganzen nur der Kreuzung dienenden Aufwandes in den auf Kreuzung ein- für allemal verzichtenden Blumen für die Pflanzen offenbar ein erheblicher Vortheil ist, so muss Naturauslese in diesem Falle, beim Auftreten geeigneter Abänderungen, Blüthen züchten, die sich niemals öffnen, die, honiglos und geruchlos, in winzigen Hüllen eingeschlossen, kleistogamisch, sich ausschliesslich selbst befruchten und die den Namen Blumen gar nicht mehr verdienen. So muss sich zwischen den grosshülligen und kleinhülligen Blüthen desselben Stockes eine Arbeitstheilung ausbilden, bei welcher die ersteren den bei eintretendem Insektenbesuche vortheilhaftesten Lebensdienst der Kreuzung, die letzteren den bei ausbleibendem Insektenbesuch für das Leben der Art entscheidenden Lebensdienst der Selbstbefruchtung übernehmen.

Fig. 27. Kleistogame und sich öffnende Blüthen von *Lamium amplexicaule*.



1—4 Grosse, sich öffnende Blüthen bei nicht ganz 2 maliger Vergrösserung. 1 Ganze Blüthe, von der Seite gesehen. 2 Blütheneingang, schräg von rechts und vorne gesehen, Staubgefässe und Narbe zeigend. 3 Oberster Theil der Blumenkrone, unmittelbar vor dem Aufblühen. 4 Nektarium (n) und Ovarium (ov).
5—10 Kleine kleistogame Blüthen. 5—8 bei 5 maliger, 9—10 bei 24 maliger Vergrösserung. 5 Die ganze kleistogame Blüthe, von aussen gesehen. 6 Blumenkrone derselben, gewaltsam geöffnet, von der Seite gesehen. 7 Dieselbe, etwas weniger weit geöffnet, von unten gesehen. 8 Blumenkrone einer nicht geöffneten kleistogamen Blüthe, von unten gesehen. 9 Geschlechtsorgane einer bereits in Selbstbefruchtung begriffenen kleistogamen Blüthe, nach Entfernung zweier Staubgefässe, von der Seite gesehen. 10 Ovarium und Nektarium derselben, schräg von rechts und von vorne gesehen.

Während bei *Lamium amplexicaule* die kleistogamen Blüthen, abgesehen von ihrer winzigen Grösse und ihrem Geschlossenbleiben, in den meisten Stücken noch mit den sich öffnenden übereinstimmen, selbst ein Nektarium, rothe Farbe und (passive) Oeffnungsfähigkeit noch besitzen, ist nicht selten die Umbildung bis zur völligen Beseitigung aller nur auf Kreuzung bezüglichen Eigenthümlichkeiten fortgeschritten; in einigen Fällen sind ausserdem die dann noch übrig gebliebenen Theile zur Sicherung der Selbstbefruchtung und zum Schutze des Pollens besonders umgebildet. Sehr gewöhnlich senden bei kleistogamen Blüthen die Pollenkörner ihre Schläuche aus, während sie noch in den Antheren eingeschlossen sind. »Es ist ein wundervoller Anblick, die Schläuche in gerader Linie nach der Narbe sich richten zu sehen, wenn diese in einer kleinen Entfernung von den Antheren sich befindet« (DARWIN). Die Erzeugung einer grossen Samenmenge mit wenig Verbrauch von Nahrungsstoff und Lebenskraft ist jedenfalls der wesentlichste Vortheil, welchen die Naturzüchtung kleistogamer Blüthen herbeiführt. Eine kleistogame Blüthe von *Oxalis acetosella* erzeugt höchstens 400, von *Impatiens* 250, von *Viola nana* 100 Pollenkörner. Diese Zahlen sind wunderbar niedrig im Vergleich zu den 243,600 Pollenkörnern, die von einer Blüthe von *Leontodon* erzeugt werden oder zu den 3,654,000 bei *Paeonia*. Und mit ihrem wunderbar kleinen Pollenaufwande bringen die kleistogamen Blüthen in der Regel ganz eben so viel Samenkörner hervor, als die vollkommenen, sich öffnenden [31].

B. Die Nachfrage nach Lockspeisen überwiegt das Angebot; der Pflanze wird überreichlicher Insektenbesuch zu Theil; auch ihre kleinhülligen Blumen werden besucht, aber durchschnittlich zuletzt.

Ist in solchem Falle Kreuzung durch die Blütheneinrichtung bereits gesichert, so wird das Auftreten grosshülliger und kleinhülliger Blumen an demselben Stocke, da es einen Vortheil nicht mehr herbeiführen kann, entweder der Wirkung der Naturauslese entzogen bleiben, oder vielleicht auch die kleinere Blumenform als weniger vortheilhaft wieder ausgejätet werden.

Sind dagegen die Blüthen noch der Selbstbefruchtung ausgesetzt, so wird sich die Wahrscheinlichkeit der Kreuzung erheblich steigern, wenn beiderlei Blüthen eingeschlechtig, die Pflanzen also einhäusig werden. Und zwar wird es bei stets überreichlichem Insektenbesuche für die Pflanze am vortheilhaftesten sein, wenn Kreuzung getrennter Stöcke unausbleiblich wird, d. h. wenn die Besucher beim Anfliegen an einen neuen Stock immer zuerst die weiblichen Blumen besuchen und deren Narben mit dem von anderen Stöcken mitgebrachten Pollen behaften, dann die männlichen. Es werden also in diesem Falle monöcische Pflanzen mit grosshülligen weiblichen und kleinhülligen männlichen Blumen durch Naturauslese gezüchtet werden.

Akebia quinata befindet sich in diesem Falle. Obgleich ihre natürlichen Kreuzungsvermittler noch nicht ins Auge gefasst worden sind, so lässt sich kaum zweifeln, dass sie in Folge ihres ungemein lieblichen Wohlgeruchs in ihrer Heimath überreichlich besucht sein wird.

Ist dagegen der Insektenbesuch zwar bei günstigem Wetter reichlich, bei ungünstigem aber nur sehr spärlich, so wird es für die Pflanzen vortheilhafter sein, wenn bei spärlichem Besuche wenigstens die Befruchtung des Stockes mit seinem eigenen Pollen gesichert nnd gleichzeitig für den Fall reichlicheren Besuchs die Kreuzung getrennter Stöcke ermöglicht oder begünstigt bleibt. Das wird erreicht, wenn die grosshülligen Blüthen männlich, die kleinhülligen weiblich werden.

Ein Beispiel dieser Art von Einhäusigkeit oder Monöcismus bietet der Perückenbaum, *Rhus Cotinus* [23], dar, bei welchem jedoch ausser den grosshülligen männlichen und kleinhülligen weiblichen auch noch zweigeschlechtige Blüthen mit Hüllen mittlerer Grösse vorkommen. Gurken und Kürbisse können als allbekannte Beispiele dieser Art von Einhäusigkeit ohne Zwischenstufen dienen.

In diesem ganzen Kapitel sind nur Pflanzen berücksichtigt worden, deren Blüthen so weit von einander getrennt stehen, dass sie einzeln anlocken. Drängen sich zahlreiche Blumen zu einer geschlossenen Gesellschaft zusammen, die als Ganzes anlockt, wie es z. B. bei den *Compositen* der Fall ist, so kommt die gesteigerte Augenfälligkeit der am Rande stehenden Blüthen der ganzen Gesellschaft zu gute, und es kann sich unter den Mitgliedern derselben eine Arbeitstheilung in die Dienste der Anlockung und der Befruchtung ausbilden; es können also auch völlig geschlechtslose, aber um so wirksamer anlockende Blüthen durch Naturauslese gezüchtet werden, wie z. B. die Randblüthen in den Blüthenkörbchen der Kornblume *(Centaurea Cyanus.)* Es ist indess hier nicht der Raum, auf die sehr mannigfachen Combinationen gross- und kleinhülliger Blüthen in geschlossenen Blumengesellschaften näher einzugehen.

Kapitel 17.
Lang- und kurzgriffelige Blumen bei Pflanzen derselben Art. Heterostylie [31].

Schon im vorigen Jahrhunderte (1793) hatte CHR. C. SPRENGEL [11] in Bezug auf *Hottonia palustris* bemerkt: »Einige Pflanzen haben lauter solche Blumen, deren Staubgefässe innerhalb der Kronenröhre befindlich sind, deren Griffel aber aus derselben hervorragt, und andere lauter solche Blumen, deren Griffel kürzer ist, deren Staubgefässe aber länger sind als die Kronenröhre. Ich glaube nicht, dass dieses etwas Zufälliges, sondern eine Einrichtung der Natur ist, obgleich ich nicht im Stande bin, die Absicht derselben anzuzeigen«.

Später hatte man dieselbe Eigenthümlichkeit langgriffeliger und kurzgriffeliger Stöcke auch bei einzelnen anderen Pflanzenarten bemerkt und bei *Lythrum Salicaria* sogar dreierlei Stöcke, langgriffelige, mittelgriffelige und kurzgriffelige vorgefunden, ohne jedoch etwas Weiteres mit diesen Thatsachen anfangen zu können. Ein Verständniss derselben wurde erst etwa 70 Jahre nach SPRENGEL (1861—68) durch CHARLES DARWIN eröffnet, der die verschiedenen Formen dieser dimorph und trimorph heterostylen Pflanzen nicht nur einem eingehenderen Vergleich, sondern auch umfassenden Kreuzungsversuchen und Züchtungsversuchen der aus den verschiedenen Kreuzungen erhaltenen Nachkommen unterwarf und dadurch auch die Aufmerksamkeit anderer Botaniker diesem Gegenstande zuwandte, und zwar in dem Grade, dass sich in dem kurzen seitdem verflossenen Zeitraum die Zahl der Pflanzengattungen, welche heterostyle Arten enthalten, von den damals bekannten 6 (*Primula, Hottonia, Pulmonaria* und *Linum* dimorph, *Lythrum* und *Oxalis* trimorph) inzwischen auf 38 gesteigert hat, die 14 verschiedenen Familien angehören und über alle Erdtheile verbreitet sind.

Um uns mit den wichtigsten Ergebnissen der bisherigen Untersuchungen bekannt machen zu können, wollen wir zunächst an zwei der verbreitetesten Beispiele der einheimischen Flora die äusseren Verschiedenheiten der langgriffeligen und der kurzgriffeligen Form dimorph heterostyler Pflanzen betrachten.

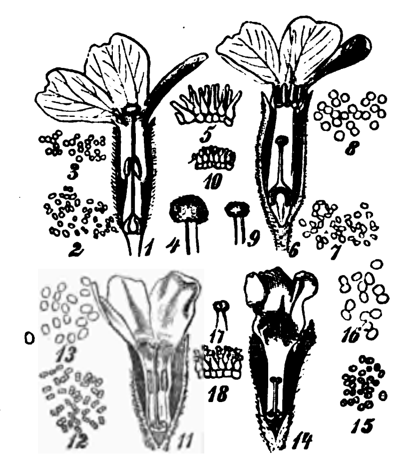


Fig. 28. Dimorphe Heterostylie.

1—10 *Primula elatior*, 1—5 langgriffelig. 1 langgriffelige Blüthe im Längsdurchschnitt. 2 Pollenkörner derselben, im trocknen Zustande. 3 Dieselben angefeuchtet. 4 Narbe derselben. 5 Narbenpapillen. 6—10 kurzgriffelig. 6 kurzgriffelige Blüthe, im Längsdurchschnitt. 7 Pollenkörner derselben, im trocknen Zustande. 8 Dieselben angefeuchtet. 9 Narbe. 10 Narbenpapillen. 11—18 *Pulmonaria officinalis*. 11 langgriffelige Blüthe, im Längsdurchschnitt. 12 Pollenkörner derselben, trocken. 13 Dieselben, angefeuchtet. 14 kurzgriffelige Blüthe, im Längsdurchschnitt. 15 Pollenkörner derselben, trocken. 16 dieselben, angefeuchtet. 17 Narbe und 18 Narbenpapillen bei beiden Formen gleich.

Bei den dimorphen Heterostylen giebt es zweierlei ziemlich gleich häufige und meist nahe bei einander wachsende Pflanzenstöcke, die sich in der Ausbildung der beiderlei Geschlechtstheile in der Regel in der Weise einander ent-

gegengesetzt sind, dass in den einen die Staubgefässe von den Griffeln, in den andern die Griffel von den Staubgefässen erheblich an Länge übertroffen werden und dass bei jeder der beiden Formen die Staubgefässe in etwa derselben Höhe stehen wie bei der anderen die Narben, die Narben in derselben Höhe, wie bei der anderen die Staubgefässe (fig. 28). Jedoch ist dies gegenseitige Sichentsprechen der Höhen der beiderlei Geschlechtsorgane bei verschiedenen Arten in sehr verschiedenem Grade ausgebildet, und in extremen Fällen, wie z. B. bei *Linum grandiflorum*, sind die Staubgefässe der langgriffeligen Form sogar ebenso hochstehend wie die Narben derselben Form und wie die Staubgefässe der andern.

Zu dieser Differenz in der Länge oder Höhe der Geschlechtsorgane gesellen sich in der Regel, mehr oder weniger ausgebildet, noch mancherlei andere Unterschiede. Sehr häufig sind, wie es in der vorstehenden Abbildung von **Primula elatior** (1—10 fig. 28.) dargestellt ist, in der langgriffeligen Form die Narben kugeliger und von längeren Papillen rauh, die Pollenkörner kleiner, die obere Hälfte der Blumenkrone erweiterter. Ausserdem sind die Ovarien der langgriffeligen Form bisweilen mit weniger zahlreichen aber grösseren Samenknöspchen ausgestattet als die der kurzgriffeligen. Dazu treten bei manchen Heterostylen noch mehr oder weniger erhebliche Unterschiede in der Grösse und Gestalt des Kelchs und der Blumenkrone, in der Form der Pollenkörner und selbst in der Entwicklung der Nektarien.

So hat bei der in den Alpen häufigen *Pulmonaria azurea*, noch weit ausgeprägter als bei der hier abgebildeten *Primula officinalis*, die langgriffelige Form einen kürzeren, weiteren Kelch mit kürzeren, stumpferen Zipfeln, die kurzgriffelige eine längere Blumenröhre mit erheblich grösserem, augenfälligerem Saume und ein bedeutend entwickelteres Nektarium mit entsprechend reichlicherer Honigabsonderung. Alle diese secundären Unterschiede aber zeigen, wenn man die ganze Reihe der dimorphen Heterostylen überblickt, Abstufungen bis zu Null hinab. Bei der brasilianischen *Rubiacee Faramea* sind nicht nur die langgriffeligen Blüthen selbst, und ebenso ihre Pollenkörner weit kleiner als die der kurzgriffeligen, sondern diese in der Blumenkrone eingeschlossenen kleineren Pollenkörner sind überdies ganz glatt, wogegen die weit aus der Blüthe hervorragenden Antheren der kurzgriffeligen Form grosse, mit spitzen Hervorragungen besetzte Pollenkörner produciren, die nur dadurch gegen das Weggeblasenwerden vom Winde geschützt und zur Anheftung an das mit ihnen in lose Berührung kommende Haarkleid besuchender Insekten befähigt sind [31].

Bei andauernder Cultur werden lang- und kurzgriffelige Pflanzen, wie CH. DARWIN [31] z. B. bei *Primula veris* und *sinensis* festgestellt hat, zuweilen gleichgriffelig (homostyl). Ich vermuthe, dass dasselbe bei *Pulmonaria azurea* stattgefunden hat, welche HILDEBRAND [30] nach Gartenexemplaren als gleichgriffelig bezeichnet, während ich selbst sie von den Alpen (Alp Falo, Weissenstein, Heuthal am Bernina) nur als ausgeprägt dimorph heterostyl kenne.

Weit seltener als dimorphe sind trimorphe Heterostyle. Die einheimische Blumenwelt hat von denselben nur ein einziges Beispiel, *Lythrum Salicària* [23. 31] aufzuweisen; überhaupt sind nur 3 Pflanzengattungen bekannt, welche trimorph heterostyle, d. h. in lang-, mittel- und kurzgriffeligen Stöcken existirende Arten enthalten. Auch bei ihnen sind die Blumen der dreierlei Stöcke keineswegs bloss durch lange, mittlere und kurze Griffel und in entsprechenden Höhen stehende Staubgefässgruppen (kurze und mittlere Staubgefässe bei den langgriffeligen, kurze und lange Staubgefässe bei den mittelgriffeligen, mittlere und lange Staubgefässe bei den kurzgriffeligen), sondern auch noch in manchen anderen Punkten von einander verschieden. Bei *Lythrum Salicaria* z. B. haben die Narben der langgriffeligen Form die grössten und am weitesten auseinander stehenden, die der kurzgriffeligen die kleinsten und am dichtesten stehenden und

die mittelgriffeligen in beiderlei Beziehung in der Mitte stehende Narbenpapillen. Es haben ferner die langen Staubgefässe die grössten Pollenkörner, und diese sind von grüner Farbe; die mittleren Staubgefässe haben Pollenkörner von mittlerer Grösse; die Pollenkörner der kürzesten Staubgefässe sind am kleinsten und, ebenso wie die der mittleren, von gelber Farbe.

Ueberhaupt entsprechen in der Regel, sowol bei den dimorphen als bei den trimorphen Heterostylen, die Narbenpapillen jeder Form in ihrer Grösse und ihrem Abstande der Grösse der in gleicher Höhe befindlichen Pollenkörner der andern Form oder jeder der beiden anderen Formen derart, dass sie am geeignetsten sind, dieselben festzuhalten und zur Entwicklung zu bringen; und die Pollenkörner jeder Höhe entsprechen in ihrer Grösse in der Regel der Länge der Griffel der in gleicher Höhe stehenden Narben, was beides sich leicht erklärt, wenn man annehmen darf, dass durch die natürlichen Kreuzungsvermittler die Pollenkörner in der Regel auf Narben gleicher Höhe gebracht werden und dass die Pollenschläuche den zu ihrer Bildung nöthigen Stoff zum Theile dem Inhalte des Pollenkorns entnehmen, in welchem Falle natürlich ein längerer Griffel auch grössere Pollenkörner erfordert als ein kürzerer.

Die erstere dieser Annahmen ist in der That in der Natur der Sache begründet und leicht durch Beobachtung festzustellen. Da jeder Besucher in den verschiedenen Blumenformen die in gleicher Höhe stehenden Befruchtungsorgane mit derselben Körperstelle trifft, bestäubt er natürlich, von Stock zu Stock fliegend, jede Narbenart vorzugsweise mit der in gleicher Höhe einer anderen Blüthe entnommenen Pollenart.

Die in der Natur vorwiegend stattfindenden Kreuzungen zwischen Geschlechtern gleicher Höhe, bei denen zugleich die Grösse der Pollenkörner, wenn sie überhaupt eine erhebliche Grössenverschiedenheit darbieten, der Länge des von ihren Schläuchen zu durchlaufenden Weges entspricht, wurden von Darwin legitime, alle übrigen illegitime genannt.

Bei dimorphen Heterostylen sind also zwei Arten legitimer Kreuzung möglich und finden regelmässig in der Natur statt, die Befruchtung langgriffeliger Blüthen mit dem Pollen kurzgriffeliger und die Befruchtung kurzgriffeliger mit dem Pollen langgriffeliger; ebenso sind bei ihnen zwei Arten illegitimer Kreuzung möglich, nämlich lang- mit lang- und kurz- mit kurzgriffelig. Bei trimorphen Heterostylen dagegen sind 6 Arten legitimer Kreuzungen möglich und finden in der Natur regelmässig statt, indem jeder der 3 Narben-Arten 2 Arten in gleicher Höhe befindlichen Blüthenstaubes zur legitimen Kreuzung sich darbieten; illegitimer Kreuzungen aber sind bei ihnen 12 verschiedene Arten möglich, indem jede der 3 Narbenarten mit 2 Arten von Pollen derselben Blüthenform und mit je einer Art von Pollen jeder der beiden anderen Blüthenformen, also im Ganzen mit viererlei Pollen illegitim gekreuzt werden kann ($3 . 4 = 12$).

Darwin fand nun, indem er bei dimorphen Pflanzen alle 4, bei trimorphen alle 18 möglichen Kreuzungsarten ausführte und die aus den erhaltenen Samenkörnern aufgehenden Pflänzchen grosszog und in verschiedener Weise kreuzte, dass nur die legitimen Kreuzungen, also die Vereinigungen von Geschlechtstheilen gleicher Höhe, volle Fruchtbarkeit und normale, völlig fruchtbare Nachkommen liefern, dass dagegen illegitime Kreuzungen alle Abstufungen verminderter Fruchtbarkeit bis zu völliger Sterilität darbieten und Nachkommen liefern, welche sich in jeder Beziehung wie Bastarde verschiedener Arten verhalten. Ueberhaupt stimmen illegitime Kreuzungen innerhalb einer und derselben heterostylen Art und Bastardkreuzungen zweier verschiedenen Arten in so zahlreichen Stücken vollständig überein, dass eine Wesensgleichheit beider kaum bezweifelt werden kann.

1. Bei beiden finden sich alle Abstufungen von wenig verminderter Fruchtbarkeit bis zu völliger Sterilität. 2. Bei beiden ist das Gelingen der Kreuzung von den Bedingungen, denen

die Pflanze ausgesetzt ist, in hohem Grade abhängig. 3. Bei beiden ist der eingeborene Grad von Unfruchtbarkeit bei Kindern derselben Mutterpflanze sehr variabel. 4. Bei beiden sind die Staubgefässe der Kinder stärker angegriffen als die Stempel, und es finden sich oft krankhafte Staubgefässe mit verschrumpften und ganz wirkungslosen Pollenkörnern. 5. Bei beiden sind die sterilen Kinder sehr zwerghaft, schwächlich und zu frühem Tode geneigt. 6. Unter Bastarden wie unter illegitimen Kindern von Heterostylen finden sich solche, die durch andauerndes und reichliches Blühen sich hervorthun. 7. Bastarde sind fruchtbarer mit einer Elternform als bei Kreuzung unter sich oder mit einem andern Bastard. So sind illegitime Kinder von Heterostylen fruchtbarer bei Kreuzung mit legitimen als bei Kreuzung unter sich oder mit anderen illegitimen Pflanzen ihrer Art. 8. Wenn zwei verschiedene Arten, gekreuzt, zahlreiche Samen liefern, so sind die aus diesen hervorgehenden Pflanzen in der Regel ziemlich fruchtbar, liefern sie nur wenig Samen, so sind sie meist sehr steril. Ebenso ist es mit den illegitimen Kreuzungen und den aus ihnen hervorgehenden Kindern bei den Heterostylen. 9. Höchst bemerkenswerth ist bei der Bastardkreuzung verschiedener Arten und ebenso bei illegitimer Kreuzung verschiedener Formen einer und derselben heterostylen Pflanzenart das ungleiche wechselseitige Verhalten. Es kann z. B. A mit grösster Leichtigkeit befruchtend auf B einwirken, und gleichwohl B, auch bei Hunderten von Versuchen, völlig wirkungslos auf A bleiben. 10. Wie der eigene Pollen einer Art, wenn auch erst später auf die Narbe gebracht, fremden Pollen in seinen Wirkungen überwiegt und gänzlich zerstört, so bei heterostylen Pflanzen legitime Bestäubung die illegitime. Illegitime Kinder heterostyler Pflanzen verhalten sich also in jeder Beziehung als Bastarde innerhalb der Grenzen einer und derselben Art. Die Schwierigkeit der geschlechtlichen Vereinigung zweier Arten und die Unfruchtbarkeit ihrer Bastarde kann also ebenfalls nur in dem nicht mehr Zusammenpassen ihrer geschlechtlichen Elemente, keineswegs aber in einer allgemeinen Verschiedenheit des Baues ihren Grund haben.

Die einzige scharfe Grenzlinie zwischen Art und Varietät, welche man in der Schwierigkeit der geschlechtlichen Vereinigung zweier organischen Formen und der Unfruchtbarkeit ihrer Nachkommen lange Zeit zu besitzen wähnte, ist damit vollständig aufgehoben, um so mehr als eine Reihe von Zwischenstufen zwischen ausgeprägten Heterostylen und gewöhnlichen (homostylen) Pflanzen uns in den Stand setzt, die Entstehung der ersteren aus den letzteren als einen natürlichen Vorgang zu begreifen und gewissermaassen Schritt für Schritt in ihrem Werden zu verfolgen.

Ausser den ausgeprägten Heterostylen, welche durch den Unterschied der Wirkung legitimer und illegitimer Kreuzungen besonders charakterisirt sind, giebt es nämlich Pflanzen, welche zwar ihrem Aussehen nach mit dimorphen Heterostylen völlig übereinstimmen, bei welchen jedoch, nach Darwin's Kreuzungsversuchen, von diesem Unterschiede legitimer und illegitimer Kreuzungen noch nicht die leiseste Andeutung vorhanden ist; andere, bei denen auch die Lang- und Kurzgriffeligkeit noch nicht zur bestimmten Ausprägung gelangt ist, sondern nur eine grosse Variabilität der Länge der Geschlechtsorgane stattfindet, die bisweilen auch langgriffelige und kurzgriffelige Blüthenformen zu Tage treten lässt. Auch wo die Ungleichgriffeligkeit bereits zur festen Ausprägung gelangt und ein Fruchtbarkeitsunterschied zwischen legitimen und illegitimen Kreuzungen hinzugetreten ist (nur für solche Pflanzen lässt Darwin den Namen der Heterostylen gelten), zeigt die Selbststerilität noch verschiedene Abstufungen, und zwar erscheint sie um so geringer, je neuer die Heterostylie ist. Bei *Polygonum Fagopyrum* z. B., dessen Heterostylie innerhalb seiner Gattung vereinzelt dasteht und daher erst bei dieser Art entstanden sein kann, sind die Blüthen der Befruchtung mit eigenem Pollen ausgesetzt und, wenigstens im Herbst, viel weniger selbststeril als bei durchweg heterostylen Gattungen (*Primula, Pulmonaria* u. a.). Im Hinblicke auf diese Abstufungen darf man wol sagen:

Gewöhnliche Blumen scheinen durch folgende auf einander gefolgte Schritte zu ausgeprägten Heterostylen geworden zu sein: 1. Staubgefässe und Griffel variirten erheblich an Länge. 2. Durch Compensation des Wachsthums blieben die Staubgefässe um so kürzer, je länger die Griffel wurden und umgekehrt.

3. Da diejenigen Abänderungen am häufigsten eine Kreuzung getrennter Stöcke erfuhren, bei denen die Narben jeder Form von demselben Körpertheile jedes Besuchers getroffen wurden, der sich auf vorherbesuchten Stöcken mit Pollen behaftet hatte, so wurden die weniger vortheilhaften Formen, welche dies nicht leisteten, durch Naturauslese ausgejätet und bei Anwesenheit eines Staubgefässkreises zwei, bei Anwesenheit zweier Staubgefässkreise drei bestimmte Formen gezüchtet, deren Staubgefässe und Narben in sich entsprechenden oder doch die Kreuzung sichernden Höhen stehen. 4. Indem durch weitere Naturauslese die Grösse der Pollenkörner sich der Länge der bei legitimer Kreuzung von ihnen zu durchlaufenden Staubwege, die Narbenpapillen sich der Grösse der von ihnen aufzunehmenden Pollenkörner anpassten, wurden die auf ungleichen Höhen stehenden Geschlechtsorgane für einander unpassend und damit die illegitimen Kreuzungen der Heterostylen unfruchtbar.

Während also die im vorigen Kapitel betrachteten Formen mehrgestaltiger Blumen von dem Variiren der Grösse der gefärbten Blüthenhüllen ausgegangen zu sein scheinen, hat die Ausbildung der dimorphen und trimorphen Heterostylen höchst wahrscheinlich von dem Variiren der Länge der Staubgefässe und Griffel ihren Ursprung genommen. Während aber unter den mannigfachen Formen gross- und kleinhülliger Blumen bei nicht hinreichendem Insektenbesuch die kleinhülligen stets für Sicherung der Selbstbefruchtung ausgerüstet worden sind, hat sich Heterostylie bloss bei von Insekten überreich besuchten Pflanzen als eine die Kreuzung sichernde Einrichtung ausbilden können.

Kapitel 18.

Ursprung der Blumen [14].

Wir haben gesehen, wie das Nahrungsbedürfniss der Insekten die erste Veranlassung für dieselben wurde, den Pollen der Windblüthen aufzusuchen, wie sie dadurch zuerst rein zufällig die Kreuzung derselben vermittelten, wie dann der Vortheil dieser Kreuzung die Ausprägung solcher Eigenthümlichkeiten durch Naturzüchtung veranlasste, welche die Häufigkeit des Insektenbesuchs und der Kreuzung durch denselben steigerten, und wie auf diese Weise, durch den Erwerb bunter Farben, süsser Wohlgerüche und Lockspeisen, die Blumenwelt mit unscheinbaren Anfängen aus der Einförmigkeit windblüthiger Stammeltern hervorging. Wir haben dann weiter die stufenweise Steigerung der so angenehm hervorstechenden Blumeneigenthümlichkeiten, das zu eigenem Vortheil gegenseitige aneinander und für einander sich Ausbilden und Steigern der Blumen und Insekten, das Sichanpassen bestimmter Blumen an bestimmte Insektenformen, die weiteren Umprägungen bereits ausgeprägter Blumen und damit, in summarischem Ueberblick, die hauptsächlichsten Ursachen kennen gelernt, durch welche, nach dem heutigen Stande unserer Kenntnisse, das allmähliche Entstehen der unabsehbaren Blumenmannigfaltigkeit, die wir heute bewundern, bedingt gewesen sein muss. Zum Schlusse unserer Blumenbetrachtung blicken wir auf die muthmassliche Ahnenreihe der Blumen bis zur Schwelle des organischen Lebens zurück, um die verschiedenen Arten der Kreuzungsvermittlung, als deren letzte im Pflanzenreiche sich die Blumen darstellen, so viel als möglich in ihrem genetischen Zusammenhange zu überblicken.

Dreierlei Quellen sind es, aus denen wir mehr oder weniger begründete Vermuthungen (nur um solche kann es sich überhaupt hier handeln!) in Bezug auf die Ahnenreihe der Blumen zu schöpfen vermögen: 1. Die Systematik, 2. die Entwicklungsgeschichte, 3. die Paläontologie. Wenn nämlich 1. überhaupt die Thier- und Pflanzenarten nicht so wie sie uns heute vorliegen wunderthätig erschaffen worden sind, sondern sich natürlich entwickelt haben, so wird im Allgemeinen das Einfachere das Ursprünglichere gewesen sein und eine Zusammenstellung der jetzt lebenden Arten nach zunehmender Complicirtheit des Baues im Grossen und Ganzen auf einander folgende Stufen der stattgehabten Entwicklung erkennen lassen. Wenn 2. die Entwicklung von einander abstammender Organismenreihen darin besteht, dass die Kinder nicht bloss die Organe und Kräfte der Eltern ererben, sondern auch (zum Theil durch Uebung, zum grössten Theile aber wol durch Naturauslese vortheilhafter Abänderungen) den immer complicirter werdenden Lebensbedingungen entsprechend weiter ausbilden und differenziren, so werden sich in den auf einander folgenden Entwicklungszuständen der Einzelwesen in der Regel die auf einander folgenden Entwicklungsstufen ihrer Ahnenreihen wiederholen und wieder erkennen lassen, soweit nicht etwa die Jugendzustände veränderten Lebensbedingungen ausgesetzt und angepasst worden sind (biogenetisches Grundgesetz). Wenn endlich 3. die auf einander folgenden versteinerungsführenden Gebirgsschichten uns stufenweise complicirtere und mannigfacher differenzirte Thier- und Pflanzenorganismen aufweisen, so werden wir in diesen ebenfalls auf einander folgende Stufen der Entwicklung des organischen Lebens vermuthen dürfen. Diese dritte Quelle würde absolut zuverlässig und für sich allein ausreichend sein, wenn sie vollständig wäre. Sie lässt uns aber nicht nur der Natur der Sache nach über die ersten Stufen der Entwicklung in absolutem Dunkel, da die ursprünglichen Organismen zugleich die verweslichsten und erhaltungsunfähigsten sind, sondern übermittelt uns auch von dem Thier- und Pflanzenleben späterer Perioden grösstentheils nur eine höchst fragmentarische Kunde. Obgleich daher die positiven Thatsachen, die sie uns lehrt, von höchstem Werth sind, so lässt sie doch negative Schlüsse nur in sehr beschränkter Ausdehnung zu. Wir werden uns deshalb unsere Ansicht über die muthmassliche Ahnenreihe der Blumen zunächst nach den Thatsachen der Systematik und Entwicklungsgeschichte zurechtlegen und dann sehen, ob und wie weit dieselbe durch die Thatsachen der Paläontologie bestätigt wird.

Auf der tiefsten Stufe des organischen Lebens, welches im Wasser seinen Ursprung genommen hat, begegnen wir unter den kernlosen Urwesen, den Moneren HÄCKEL's, bereits solchen, die (wie z. B. *Protomyxa aurantiaca*) [35] mit geisselförmigem Anhange frei umherschwimmen, anderen Lebensbedingungen ausgesetzt gewesene Urwesen derselben Art erreichen und mit ihnen zu entwicklungsfähigeren Individuen verschmelzen. Das ist die unterste Stufe einer Kreuzung getrennter Individuen; die Entwicklung einer das Wasser peitschenden Geissel ist die denkbar einfachste Abänderung, durch welche einfache Protoplasma-Individuen befähigt werden konnten, selbstthätig durch das Wasser zu schwimmen, neue Wohnsitze und an denselben neue Individuen zu erreichen und durch Verschmelzung mit denselben gesteigerte Lebenskraft zu erlangen.

Auf höherer Entwicklungsstufe sehen wir zwischen den verschmelzenden Individuen eine Arbeitstheilung eintreten, indem die einen an Bildungsmasse zunehmen, aber an Selbstbeweglichkeit einbüssen, die anderen dagegen in der ursprünglichen Form geschwänzter Urschleimwesen selbstthätig umherschwimmen und das Erreichen anderen Lebensbedingungen ausgesetzt gewesener Individuen allein vermitteln. Damit ist die Kreuzung getrennter Individuen zur geschlechtlichen Fortpflanzung geworden, der Gegensatz zwischen Männlichem und Weiblichem, zwischem Eizelle und Spermazelle zur Ausbildung gelangt.

Die einfachen Urwesen (Protoplasma-Individuen, Zellen) entwickeln sich dann zu geordneten Gesellschaften nackt bleibender oder sich einkapselnder Individuen und werden dadurch zu Thieren oder Pflanzen; zwischen ihren ursprünglich gleichmässig an allen Lebensverrichtungen betheiligten Individuen tritt eine

Arbeitstheilung und ihr entsprechend eine Differenzirung des Baues ein; aus den einfachsten Thieren und Pflanzen gehen so immer zusammengesetztere hervor; aber die schon bei den Protisten (Urwesen) entstandene Form der geschlechtlichen Fortpflanzung bleibt während dieser ganzen aufsteigenden Entwicklung dieselbe, nur dass sich jetzt das wunderbarste Beispiel von Arbeitstheilung ausbildet: Auf dem Gipfel ihrer Entwicklung erzeugen sowol die einfacheren, als die bereits zu complicirten Zellen-Staaten entwickelten Organismen zweierlei Geschlechts-Individuen der ursprünglichen Form, selbstthätig mit Geisselbewegung umherschwimmende Spermazellen und grössere, ruhende Eizellen, die nach ihrer Verschmelzung die räthselhafte Fähigkeit besitzen, nicht ihres Gleichen, sondern, in gedrängter Wiederholung des Entwicklungsganges, dem sie selbst entstammen, ebenso geordnete, ebenso mannigfaltig differenzirte Zellenstaaten aus sich heraus zu entwickeln, wie diejenigen waren, aus denen sie selbst als Geschlechtsindividuen hervorgingen.

Diese Art der geschlechtlichen Fortpflanzung vererbt sich nun durch alle folgenden Entwicklungsstufen des ganzen Thierreichs, des ganzen Pflanzenreichs; selbst die Form der schwimmenden Spermazellen, die, mit geisselförmigem Anhange die Flüssigkeit peitschend, zu den Eizellen gelangen, bleibt bis zu den höchsten Entwicklungsstufen des Thierreichs im Wesentlichen diesselbe, indem nach dem Uebergange auf das Festland das Sichaufsuchen und Begatten der freibeweglichen Organismen den Spermazellen gestattet, innerhalb des weiblichen Organismus mit Geisselbewegung sich weiter drängend die Eizelle zu erreichen. Bei den Pflanzen dagegen setzt nach dem Uebergange auf das Festland ihr Verwachsensein mit der Scholle der Thätigkeit schwimmender Spermazellen bestimmte Grenzen, und das Vorrücken auf trocknere Standorte führt zur Entwicklung folgender, in stufenweisem Fortschritte aus einander hervorgehender Kreuzungsstufen, die sich, mit Ausnahme der letzten, mit den Entwicklungsstufen des Pflanzenreiches überhaupt vollständig decken.

Erste Stufe: **Zellenpflanzen.** (Algen und Moose*), Nacktblüthler, bei denen die Kreuzung durch selbstbewegliche Spermazellen auf dem Gipfel ihrer Entwicklung erfolgt.

Die ursprünglichsten Pflanzen waren wasserbewohnende Algen. Die erste dünne Pflanzendecke, von welcher dereinst die aus dem Ocean hervortauchenden Festlandmassen ergrünten, wurde höchst wahrscheinlich ebenfalls von Algen gebildet. Aus auf das Land übergesiedelten Algen scheinen sich sodann, nach ihren Vorkeimen zu schliessen, Laub- und Lebermoose entwickelt zu haben. Landalgen sowol als Moose bilden so niedrige Rasen und leben an so dem Wasser ausgesetzten Standorten, dass sie zeitweise völlig von Wasser überfluthet werden. Sie sind daher sehr wohl im Stande, auf dem Gipfel ihrer Entwicklung die ererbte Kreuzungsart durch mit Geisselbewegung umherschwimmende Spermazellen auszuüben. Aus niederen blattlosen Lebermoosen haben sodann wahrscheinlich, wieder nach ihren Vorkeimen zu schliessen, Farnkräuter, Schachtelhalme, Bärlappgewächse und Wurzelfrüchtler ihren Ursprung genommen. Derartige Pflanzen waren es, wie wir nach den die Schieferthonschichten der Steinkohlenformation erfüllenden Pflanzenresten vermuthen dürfen, welche das

*) Flechten und Pilze bleiben hier absichtlich unberücksichtigt, weil der verwandtschaftliche Zusammenhang der Pilze mit den übrigen Pflanzen noch nicht klar gelegt ist, die Flechten aber als Vereinigungen einander auf das innigste angepasster Algen und Pilze nachgewiesen sind.

dem Meere entstiegene, erst mit Algen, dann mit grünem Moosteppich sich bekleidende Festland zum ersten Male mit üppigen Wäldern bedeckten [46]. Während aber die Weiterentwicklung blattloser Lebermoose zu immer höheren und höheren Pflanzenstöcken vor sich ging, konnte die Kreuzung getrennter Individuen durch frei umherschwimmende Spermazellen natürlich immer nur in demjenigen Lebensalter und Entwicklungsstadium erfolgen, in welchem die Pflanze der zeitweisen Ueberfluthung noch ausgesetzt blieb, d. h. auf dem flach auf dem Boden aufliegenden oder ihn nur wenig überragenden Lebermoosthallus; die auf Schwimmen eingerichteten Spermazellen wären ja sonst immer höher und höher in die Luft gerückt, ihre Lebensverrichtung wäre schon mit dem ersten Anfange dieses Emporrückens unmöglich geworden. Die Weiterentwicklung blattloser Lebermoose zu immer höheren und höheren Pflanzenstöcken konnte sich also nicht zwischen das Keimen der Sporen und die geschlechtliche Vereinigung getrennter Individuen, sondern nur zwischen die geschlechtliche Vereinigung und die Sporen-Entwicklung einschalten. So entwickelte sich aus der ersten eine:

Zweite Stufe: **Stockpflanzen** (Farnkräuter, Schachtelhalme, Bärlappgewächse und Wurzelfrüchtler), Nacktblüthler, die sich zu höher in die Luft ragenden Pflanzenstöcken entwickeln, nachdem sie in zu Boden liegendem Jugendzustande durch schwimmende Spermazellen sich mit getrennten Individuen gekreuzt haben.

Während die Vorkeime der ältesten Stockpflanzen wahrscheinlich die unverkürzten Wiederholungen der Entwicklung ihrer Stammeltern waren, und auch die Vorkeime der heutigen Farne und Schachtelhalme noch als eine Wiederholung der stammelterlichen blattlosen Lebermoosform sich darstellen, musste, mit dem Vorrücken der Stockpflanzen auf trocknere Standorte und dem Spärlicher-Werden zeitweiser Bodenüberrieselung, die von derselben abhängige Entwicklung eines lebermoosartigen Vorkeims sich mehr und mehr auf die Leistung ihres nothwendigen Lebensdienstes, die Ermöglichung der Kreuzung durch Erzeugung von Eizellen und selbstbeweglichen Spermazellen, beschränken. Diese Beschränkung steigerte sich noch durch Differenzirung der Sporen in weibliche und männliche, von denen letztere aus ganz winzigen Vorkeimen die zur Kreuzung nöthigen Spermazellen erzeugen. Dieselben Abänderungen aber, welche die Stockpflanzen befähigten, auch auf spärlich überrieseltem Boden sich anzusiedeln, ermöglichten und begünstigten zugleich eine gelegentliche Kreuzung derselben durch den Wind. Denn die Differenzirung der Sporen in männliche (Mikro-) und weibliche (Makrosporen), die in besonderen Behältern (Mikro- und Makrosporangien) erzeugt werden, brachte es mit sich, dass durch den Wind Mikrosporen losgerissen und auf Makrosporangien geführt werden konnten. Je unbedeutender ferner die Vorkeimentwicklung der Mikrosporen war, je rascher sie also ihre Spermazellen erzeugten, um so leichter konnten sie, durch den Wind auf Makrosporangien geführt, eine Befruchtung in denselben bewirken; und je mehr sich die Vorkeimbildung der Makrosporen beschränkt hatte, in je jugendlicherem Alter sie also Archegonien mit befruchtungsfähigen Eizellen hervorbrachten, um so leichter konnten sie, während sie noch am Pflanzenstocke sassen, durch angewehte Mikrosporen befruchtet werden. Sobald aber zufällig an irgend welchen ungleichsporigen Stockpflanzen mit frei in die Luft hervorragenden Mikrosporangien die angedeutete Kreuzung durch den Wind erfolgte und die sie ermöglichenden

Eigenthümlichkeiten sich auf die Nachkommen vererbten, waren, bei den immer seltener und spärlicher werdenden Ueberrieselungen, die von denselben unabhängigen Individuen in so entschiedenem Vortheile, dass alle die Kreuzung durch den Wind begünstigenden Abänderungen durch Naturauslese erhalten werden und zur Ausprägung einer neuen Pflanzenfamilie führen mussten, welche, frei von der Concurrenz ihrer Stammeltern, sich ungehindert über die trockenen Landschaften ausbreitete und dieselben zum ersten Male mit schattigen Wäldern überkleidete.

Als die Kreuzung durch den Wind begünstigende Abänderungen, welche sich beim Uebergange der ungleichsporigen Stockpflanzen zur Windblüthigkeit ausgeprägt haben, fallen sofort ins Auge: die kolossale Steigerung der Zahl der von einem Pflanzenstocke erzeugten Mikrosporen (Pollenkörner), ihre und der Makrosporangien (Knospenkerne) dem Winde frei ausgesetzte Lage, die schützende Umhüllung der letzteren, die im zarten Jugendzustand der Luft frei ausgesetzt waren (siehe u, 3, fig. 4), das Emporwachsen der Umhüllung bis weit über den Gipfel des Knospenkerns hinaus, das Hervortreten eines Tropfens aus ihrer Mündung, der die angewehten Pollenkörner aufnimmt und, sich zurückziehend, auf den Knospenkern führt, bei den Nadelhölzern überdiess die flügelartigen Anhänge der Pollenkörner (4, fig. 4), welche dieselben zu noch leichterer Uebertragung durch den Wind befähigen.

Gleichzeitig mit der Ausbildung dieser neuen, der Kreuzung durch den Wind dienenden Gebilde fielen aber natürlich die durch den Uebergang zur Windblüthigkeit nutzlos gewordenen Bildungen zunehmender Verkümmerung anheim: Die Entwicklung der Makrosporenvorkeime wurde noch mehr und mehr verkürzt, die Schutzhüllen und besonderen Ausstattungen der nun für immer vereinigt bleibenden Makrosporen (Embryosäcke) ging ein, ihre Zahl reducirte sich auf die Einheit, auch die Zahl der in dem einzigen Embryosack erzeugten Archegonien *(Corpuscula)* verminderte sich, die nutzlos gewordene Zerspaltung des Mikrosporen-Protoplasmas in Vorkeimzellen und zahlreiche Spermazellen ging ebenfalls mehr und mehr ein, ebenso die gleichfalls nutzlos gewordene Selbstbeweglichkeit und Schwimmfähigkeit des nun einheitlich bleibenden männlichen Protoplasmas. So entstand aus der zweiten Entwicklungsstufe des Pflanzenreichs, in Anpassung an die ausgedehntere Trockenlegung unseres Planeten, eine zur Besiedelung von Bergeshöhen und trockenen Festlandstrichen befähigte

Dritte Stufe: **Ursamenpflanzen**, *Archispermen*, Getrenntgeschlechtige Windblüthler, deren von fester Haut schützend umschlossene männliche Befruchtungskörper (Pollenkörner) durch den Wind auf die weiblichen Blüthen übergeführt, hier von einem aus der Umhüllung des Knospenkerns hervorgetretenen Flüssigkeitstropfen festgehalten und auf den Knospenkern gebracht werden.

Durch Ausbildung eines die Samenknospe umschliessenden Fruchtknotens [5.], welcher mittelst einer Narbe die zugeführten Pollenkörner auffängt, und ihren befruchtenden Inhalt erst durch Pollenschläuche zu den Knospenkernen gelangen lässt und durch weitere Reduction der Zahl der Archegonien (*Corpuscula*) der einzigen noch übrig gebliebenen Makrospore (des Embryosacks) auf ein einziges, von welchem selbst nur 2 oder 3 Zellen (Keimbläschen), nämlich die Eizelle und in der Regel noch 1 oder 2 Gehülfinnen (vermittelnde Zellen, v. Z. 1. 3. fig. 2) übrig bleiben, entstand endlich aus den Ursamenpflanzen eine

Vierte Stufe: **Nachsamenpflanzen,** *Metaspermen,* mit dem umständlichen, für sich allein, aus dem genetischen Zusammenhang gegriffen, kaum verständlichen Befruchtungsvorgange, den wir im zweiten Kapitel kennen gelernt haben.

Mit dieser aus den Thatsachen der Systematik und Entwicklungsgeschichte erschlossenen Stufenfolge stehen die Thatsachen der Versteinerungskunde in vollem Einklange. Denn bis zum Schlusse der Silurperiode sind Algen die herrschenden Pflanzenformen; vom Obersilur bis mitten in die Steinkohlenperiode hinein überwiegen Farnkräuter und Bärlappgewächse nebst den ihnen nahestehenden Siegel- und Schuppenbäumen *(Sigillaria* und *Lepidodendron);* während der permischen, Trias- und Oolithperiode befinden sich Nadelhölzer und *Cycadeen* in aufsteigender Entwicklung, in der Kreideformation treten windblüthige Metaspermen in grosser Menge auf, doch auch schon einzelne Blumen, im Eocen werden die Blumen schon zahlreicher, im Miocen steigert sich ihre Häufigkeit noch mehr, und so fort bis zur Gegenwart herauf. Auch ist in der Aufeinanderfolge der Blumen ein Fortschritt von schmuckloseren zu augenfälligeren, von einfachen, offenen (polypetalen), regelmässigen zu verwachsenen (gamopotalen), einseitig bestimmten Insektenformen angepassten zu erkennen. Die fossilen Insekten selbst entsprechen in ihrer Reihenfolge den in den vorhergehenden Kapiteln aufgestellten Vermuthungen.

Aus den unteren Kreideschichten Grönlands z. B. sind (nach TAYLOR, FLOWERS. London 1878) 138 Farne, 75 Monocotyledonen und nur eine einzige Dicotyledone beschrieben; unter 100 beschriebenen Dicotyledonen aus den Kreideschichten Dacota's befinden sich 61 Amentaceen und sonstige Apetalen, 35 Polypetalen und nur eine einzige Gamopetale. Im Eocen sind neben einer grösseren Zahl von Blumen die ersten unzweifelhaften Schmetterlinge gefunden worden. Aus den Miocenschichten der Schweiz sind unter fast 900 fossilen Insektenformen auch Bienen und Tagfalter, unter 700 Phanerogamen (wovon fast 300 Bäume, 250 Sträucher, 160 Kräuter) auch augenfällige Blumen, wie *Compositen* und *Rosifloren,* bekannt. Selbst *Papilionaceen,* deren erste Spuren neben zahlreichen *Mimoseen* sich schon im Eocen finden, sind im Miocen bereits zahlreich.

Auch über die jetzige Vertheilung der Blumen unseres Continents giebt uns die Geologie, durch Nachweis einer auf die Tertiärzeit gefolgten Glacialperiode und ihrer Wirkungen, im Grossen und Ganzen befriedigenden Aufschluss. Als nach der Tertiärzeit die Vereisung der nördlichen Halbkugel unseres Planeten allmählich südwärts bis zu den Alpen vorrückte, mussten die subtropischen Tertiärpflanzen Mitteleuropa's theils erlöschen, theils mehr und mehr zurückweichen und arktischen und subarktischen Arten Platz machen. Nur solche Arten konnten an ihren alten Wohnsitzen verharren, welche sich dem zunehmend rauheren Klima anzupassen vermochten. Als dann am Ende der Glacialperiode ein milderes Klima allmählich wieder zur Geltung gelangte, wurden durch dasselbe die arktischen und subarktischen Arten nordwärts und alpenaufwärts zurückgedrängt, während neue Einwanderer, hauptsächlich von Asien her, die tiefer gelegenen Landschaften Mitteleuropa's besiedelten und dadurch zugleich eine Rückkehr der durch die Glacialperiode verdrängten Ureinwohner unmöglich machten. So wurden die arktischen Arten alpin. So kam zwischen der nordischen Flora und derjenigen der Alpen eine so grosse Uebereinstimmung zu Stande, dass z. B. im Engadin 80 Phanerogamen gefunden werden, welche in der übrigen Schweiz fehlen, aber im äussersten Norden Europa's ganz gewöhnlich sind, dass auf dem Faulhorn im Berner Oberlande von 132 Arten, die in einer Meereshöhe von 9000 Fuss wachsen, 52 auch im Lappland, 11 auch in Spitzbergen vorkommen, dass von den 360 phanerogamen Alpenpflanzen der Schweiz überhaupt 152, also fast die Hälfte, auch in Skandinavien gefunden werden (TAYLOR, FLOWERS. S. 83.). —

Wir wissen bereits, dass die Metaspermen nur zu einem sehr kleinen Theile der Kreuzungsvermittlung durch den Wind treu geblieben sind, dass einige wenige dem Wasser, die meisten lebenden Thieren und zwar einzelne den Schnecken, zahlreiche den blumenbesuchenden Vögeln, die überwiegende Menge den Insekten als Kreuzungsvermittlern sich angepasst haben, und dass die beiden letzteren eben dadurch zu Blumen geworden sind. Auch haben wir bereits die

hauptsächlichsten Ursachen uns klar zu machen gesucht, welche zu einer so erstaunlichen Mannigfaltigkeit der Blumen geführt haben. Nur die eine Frage haben wir noch ins Auge zu fassen: Was mag wol der Grund sein, dass von der jetzt vorherrschenden, höchsten Entwicklungsstufe des Pflanzenreichs, den Nachsamenpflanzen, eine so überwiegende Mehrzahl sich der Kreuzung durch lebende Wesen, namentlich durch Insekten angepasst hat? Welche Vortheile gewährt den Pflanzen diese Art der Kreuzungsvermittlung gegenüber derjenigen durch den Wind?

Offenbar erfordert die Sicherung der Kreuzung durch den Wind eine kolossale Pollenverschwendung, welche erspart wird, wenn Insekten oder Vögel den Pollen von Blüthe zu Blüthe, von Stock zu Stock übertragen. Trotz dieser Pollenverschwendung werden ferner durch den Wind im Ganzen nur Individuen desselben mehr oder weniger geschlossenen Bestandes, gewiss nur höchst ausnahmsweise auch einmal sehr weit von einander entfernt stehende Individuen gekreuzt, so dass Windblüthler im Allgemeinen nur im Stande sind, in einigermassen geschlossenen Beständen vorzurücken, nicht, in einzelne freiwerdende Plätze der Nachbargebiete sich einzudrängen. Blumen werden dagegen, wenn sie den Insekten als ergiebige Nahrungsquellen einmal bekannt und überdiess leicht bemerkbar sind, auch aus grösserer Entfernung von denselben aufgesucht und gekreuzt; sie haben daher nicht nur den ausserordentlichen Vortheil, sehr viel häufiger mit nicht verwandten, unter ganz anderen Lebensbedingungen aufgewachsenen Individuen gekreuzt zu werden, sondern vermögen auch in schon dicht besetzten Nachbargebieten einzelne frei gewordene Stellen zu besetzen oder im Einzelkampfe sich neue Plätze zu erobern. Dass solche einzelne Vordringlinge an verschiedenen Punkten ganz verschiedenen günstigen und feindlichen Einflüssen, namentlich aber ganz verschiedenen Combinationen von Einwirkungen sie umgebender Pflanzen und Thiere sich anzupassen haben, hat offenbar wesentlich mit dazu beigetragen, dass mit der Entstehung der Blumen die Mannigfaltigkeit der Pflanzenformen sich so ausserordentlich gesteigert hat, und an die Stelle einförmiger Nadelwälder, ein aus den mannigfachsten Arten bunt zusammengewirkter Pflanzenteppich getreten ist.

Diesen schwerwiegenden Vortheilen gegenüber ist es nun allerdings ein unverkennbarer Nachtheil der Insektenblüthigkeit, dass der Insektenbesuch vom Wetter und von der Concurrenz anderer an demselben Orte blühender Blumen in so hohem Grade abhängt, dass viele Pflanzen, wenn sie für ihre Fortpflanzung ganz auf ihn allein angewiesen wären, sehr bald aussterben würden. Aber wir haben bereits gesehen, wie Zwitterblüthigkeit und im Nothfalle eintretende Sichselbstbefruchtung die Blumen gegen diese Gefahr sichert.

Kapitel 19.

Weitere Wirkungen der Blumen auf die Ausbildung ihrer Kreuzungsvermittler.

Wir haben bisher die als Kreuzungsvermittler der Blumen thätigen Insekten nur in Bezug auf ihre körperliche Ausrüstung zur Gewinnung von Blumennahrung in Betracht gezogen (Kap. 5). Es lässt sich aber bei Beobachtung derselben nicht verkennen, dass sich im Ganzen in gleichem Verhältnisse mit den Anpassungen

des Körperbaues auch die geistige Befähigung zur Gewinnung der Blumennahrung gesteigert hat.

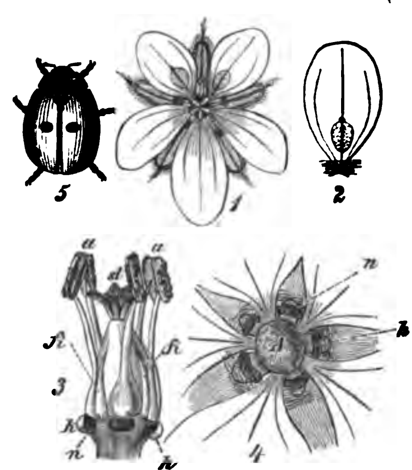
Die Käfer, welche von den von uns kennen gelernten Abtheilungen blumenbesuchender Insekten in ihren Anpassungen am wenigsten weit gelangt sind, bieten auch die auffallendsten Beispiele von Dummheit und Ungeschicklichkeit in der Erlangung der Blumennahrung dar.

Leptura livida, ein kleiner braungelber Bockkäfer, fliegt, durch die heraushängenden gelben Staubgefässe angelockt, nach längerem in der Luft Schweben an eine blühende Grasähre (von *Bromus mollis*), läuft eifrig an dem Blüthenstande auf und ab, bisweilen die Mundtheile bewegend, aber die Antheren nicht berührend, fliegt endlich, nachdem er fast alle Achren des Blüthenstandes, offenbar in der vergeblichen Hoffnung auf Honig, abgelaufen hat, auf einen anderen Stock und wiederholt da dasselbe vergebliche Abmühen [9].

Der Rapskäfer *(Meligethes)*, der in Folge seiner geringen Körpergrösse zu den meisten Blumen offenen Zutritt hat, lässt sich auch in die Bienenfalle der Frauenschuhblume locken, wo er beim ungeschickten Herauskriechen aus einer Hinterthüre nicht selten an dem schmierigen Pollen einer Anthere kleben bleibt und sich, zu schwach, sich wieder loszuarbeiten, zu Tode zappelt.

An ein und derselben Blume sieht man oft die verschiedenen Besucher sich um so geschickter benehmen und um so mehr Ausbeute davon tragen, aber auch um so wirksamer als Kreuzungsvermittler dienen, je mehr sie in ihrem Körperbau der Gewinnung der Blumennahrung angepasst sind.

Fig. 29. Eine Blume, die verschieden befähigten Besuchern mit verschiedenem Erfolge lohnt *(Erodium cicutarium)*.



1 Blüthe, von vorne und oben gesehen. 2 Eines der beiden oberen Blumenblätter abgelöst, $1^1/_2$mal so stark vergrössert, an der Basis die Härchen zeigend, die als Saftdecke dienen. Die drei dunkeln an der Basis zusammenlaufenden Linien bilden das allgemeine, der elliptische Fleck über der Basis das besondere, speciell von der Honigbiene benutzte Saftmal. 3 die Befruchtungsorgane: a Antheren, st Narbe, n Nektarium, h Honigtropfen, fi die fünf abwechselnden Staubgefässe, welche zu Staubfadenstummeln verkümmert sind. 4 Blüthenmitte nach Hinwegschneidung des Stempels. A Ansatzstelle des Stempels, n Nektarien, mit einem Honigtröpfchen behaftet und mit 2 Reihen Härchen (einer Saftdecke) überdeckt. 5 *Coccinella septempunctata*, der ungeschickteste Besucher dieser Blume.

Coccinella septempunctata (5, fig. 29) benimmt sich beim Besuche der Blumen von *Erodium cicutarium* in wahrhaft komisch ungeschickter Weise. Indem sich dieser Käfer auf eines der Blumenblätter setzt, bewegt er den Mund gegen eines der zu beiden Seiten der Basis desselben sitzenden Nektarien, um dessen Honig zu lecken, und löst dadurch in der Regel seine eigne Standfläche ab. Geschieht dies, so klammert er sich nun entweder noch an einem benachbarten Kelchblatte fest, oder fällt mit dem Blumenblatte zur Erde. Im ersteren Falle setzt er die Runde in der Blüthe ohne Weiteres fort und löst in manchen Blüthen alle fünf Blumenblätter ab, um jedesmal erst nach längerem Aufenthalt zum Honiggenusse zu gelangen; in letzterem Falle läuft er sogleich auf eine andere *Erodium*-Pflanze, um dieselbe Art der Honiggewinnung zu wiederholen. Nicht selten fällt ein und derselbe Käfer vier-, fünfmal nach einander mit einem von ihm abgelösten Blumenblatte zur Erde, ohne dadurch gewitzigt zu werden.

Grabwespen *(Pompilus viaticus, Ammophila sabulosa)* und unausgeprägtere Bienen (Arten der Gattungen *Sphecodes*, *Andrena* und *Halictus)* welche auch häufig diese Blumen besuchen, benehmen sich schon ungleich geschickter. Sie kriechen in der Regel, ohne ihre Standflächen

abzulösen, oder, wenn dies ausnahmsweise einmal geschieht, doch ohne zu fallen, in der Blüthe rings herum, um die an den Nektarien sitzenden Honigtröpfchen abzulecken und besuchen daher, obgleich sie sich zwischen ihrem Honiggenuss oft sonnen, in derselben Zeit ein paar mal so viel Blüthen, als *Coccinella*. Nur ein einziges mal sah ich einen *Halictus (leucozonius* ♀*)* mit dem Blumenblatt, auf welches er sich gesetzt hatte, herunter fallen.

Langrüsseligere einzeln lebende Bienen übergehen diese von den kurzrüsseligeren Arten vielfach ausgebeuteten Honigquellen, weil es ihnen lohnender ist, die den letzteren unzugänglichen, honigreicheren Blumenröhren und Sporne zu entleeren. Erst die gesellschaftbildenden, auch in Bezug auf die Blumenausbeutung zu einer Arbeitstheilung fortgeschrittenen Arten, die Hummeln und die Honigbiene, finden wir wieder Pollen sammelnd und Honig saugend an den Blumen von *Erodium* beschäftigt, aber wieder mit weit grösserer Geschicklichkeit, Geschwindigkeit und Ausbeute. Ein Exemplar der Honigbiene z. B., welches ich an einem mit *Erodium* reich bewachsenen Abhange über eine halbe Stunde lang im Auge behielt, und welches, als ich es zuerst bemerkte, seine Sammelkörbchen schon reichlich mit dem zinnoberrothen Blüthenstaube dieser Blume gefüllt hatte, flog immer in derselben Weise auf die 3 verlängerten unteren Blumenblätter*) an, klammerte sich da fest und steckte unmittelbar seinen Rüssel an eines oder zwei der drei oberen honigreicheren Nektarien, ohne sich durch das Herabgezogenwerden der Blumenfläche in senkrechte oder überhangende Stellung im mindesten irre machen zu lassen. In 2—4 Secunden war die Biene mit dem Aufsaugen von 1 oder 2 der 3 grössten Tröpfchen fertig und flog nun sofort singend zu einer anderen Blüthe über, wozu sie an noch nicht abgesuchten blüthenreichen Stellen kaum 1 Secunde brauchte. Bereits ihrer oberen Honigtröpfchen beraubte Blumen schaute sie 1 oder einige Secunden an und flog dann weiter, ohne sich gesetzt zu haben. Sie besuchte in derselben Zeit mindestens 4 mal so viel Blüthen, als die gleichzeitig thätigen *Halictus*. Merkwürdiger Weise flog sie ab und zu einmal von hinten an die Blüthe und steckte ihren Rüssel hinter den Blumenblättern hinein, offenbar um eine Vervollkommnung der Ausbeutungsmethode bemüht, jedesmal aber kehrte sie schon nach einem einzigen solchen Versuche zu der hier lohnendsten, soeben beschriebenen Behandlung der Blume zurück.

Weit häufiger noch trifft man Blumen, welche durch bunte Farbe und Wohlgeruch zwar die verschiedensten Insekten an sich locken, aber nur den körperlich und geistig ausgebildetsten den Honiggenuss gegen Leistung der Kreuzungsvermittlung gestatten.

Melampyrum arvense z. B. wird, wenn es frei an einem sonnigen Orte steht, im warmen Sonnenscheine von zahlreichen honigsuchenden Insekten: Käfern, Fliegen, Wanzen, Goldwespen, Schlupfwespen, Grabwespen, unausgeprägten Bienen und selbst Schmetterlingen umschwärmt [9], welche sämmtlich sich zeitweise setzen und an den Blüthenständen umherlaufen und umhersuchen, ohne den eingeschlossenen Blüthenstaub oder den tiefgeborgenen Honig aufzufinden, während unsere langrüsseligste Hummel, *Bombus hortorum*, summend von Blume zu Blume fliegt und in rascher und sicherer Bewegung den ihr allein aufbewahrten Honig einerntet, den Blumen durch emsige, obwol unbewusste Kreuzungsvermittlung ihre reiche Honigspende vergeltend.

Während ferner die kurzrüsseligeren Fliegen schon von SPRENGEL (1793) mit vollstem Rechte als dumme Blumenbesucher bezeichnet werden, stehen die langrüsseligsten an Geschicklichkeit in der Entdeckung versteckten Blumenhonigs selbst der Honigbiene kaum nach.

*) Ausser den Blüthen, welche zwei obere, mit besonderem Saftmal verzierte, aufrechte und drei untere, schräg abwärts geneigte Blumenblätter haben, von welchen letzteren das mittelste das längste ist (1, Fig. 29) kommen bisweilen auch Blüthen mit 3 oberen kürzeren und 2 unteren längeren, unter sich gleich langen Blumenblättern vor. In den ersteren befindet sich zwischen den beiden oberen Blumenblättern und beiderseits derselben 3, in den letzteren befinden sich zwischen den drei oberen Blumenblättern 2 durch Honigreichthum von den übrigen ausgezeichnete Nektarien. Nur diese honigreichsten Nektarien wurden von der von mir andauernd ins Auge gefassten Honigbiene berücksichtigt und zwar vermuthlich nur diejenigen von ihnen, die noch mit ihrem Honigtropfen behaftet waren.

Musciden und kurzrüsselige Schwebfliegen sind an den Blüthenständen von *Polygonum Bistorta* oft viele Minuten vergeblich mit dem Versuche beschäftigt, den Rüssel in die Blüthen zu stecken. *Rhingia rostrata,* die langrüsseligste Schwebfliege (fig. 7), verfehlt den Eingang von Anfang an nie. Selbst der tief versteckte Blumenhonig der Schwertlilie *(Iris Pseud-Acorus),* des Schwarzwurz *(Symphytum officinale)* und vieler Labiaten wird von *Rhingia* ohne weiteres aufgefunden und ausgebeutet.

Ebenso sind von den Schmetterlingen die langrüsseligsten (die Sphingiden) zugleich die behendesten Blumenbesucher.

Eine einzige *Macroglossa stellatarum* saugte am 22. Juli 1877 am Albulapasse vor meinen Augen freischwebend mehrere hundert Blüthen von *Primula integrifolia* und einzelne von *Viola calcarata, Gentiana bavarica* und *verna,* ein zweites Exemplar hunderte von *Gentiana bavarica* uhd *verna, Viola calcarata* und einzelne von *G. excisa,* ein drittes und viertes hunderte von *Primula integrifolia,* an jeder Blume in der Regel noch nicht einmal ganz eine Secunde verweilend, und einzelne von *Viola calcarata* und *Primula farinosa.* Ein fünftes Exemplar derselben *Macroglossa*-art verfolgte ich mit der Secundenuhr in der Hand. Es befruchtete in nicht ganz 4 Minuten 108 Blüthen von *Viola calcarata.* Die Spitze seines Rüssels war so dicht mit weisslichem Pollen bekleidet, dass man es aus einer Entfernung von einigen Schritten deutlich sehen konnte. In jeder Blüthe schob es die Rüsselspitze freischwebend sofort unter den Narbenknopf und wirkte also jedesmal sicher Kreuzung vermittelnd. Als ich dasselbe (?) Exemplar zum zweiten Male ins Auge fasste, besuchte es in $6^3/_4$ Minuten 194 Blüthen von *Viola calcarata.* Es gebrauchte durchschnittlich zum Besuche einer Blüthe und zum Fluge zur nächsten 2 Secunden, an manchen aber, wahrscheinlich an den ihres Honigs schon beraubten, verweilte es äusserst flüchtig, an anderen dagegen mehrere Secunden.

Dass aber diese Abstufungen der geistigen Befähigung allmählich auf natürliche Weise erworbene sind, geht am deutlichsten wol daraus hervor, dass nicht selten Blumenbesucher derselben Art in der Methode der Gewinnung der Blumennahrung bedeutende individuelle Verschiedenheiten zeigen, und dass bisweilen ein und dasselbe Individuum einen Fortschritt in der Zweckmässigkeit der Blumenbehandlung erkenneu lässt — offenbar ausreichende Vorbedingungen, um eine stufenweise Steigerung der geistigen Befähigung durch Uebung und durch Naturauslese der ihre Nahrung am erfolgreichsten gewinnenden Individuen unausbleiblich zu machen.

Statt vieler Beispiele hier der Kürze wegen nur folgende:

a) Individuelle Verschiedenheit in der Behandlung derselben Blumenart. *Bombus mastrucatus Gerst.* spielt als Räuber tiefgeborgenen Blumenhonigs in den Alpen dieselbe Rolle wie *B. terrestris* in der Ebene, bietet aber in der Behandlung derselben Blumenart bedeutende individuelle Verschiedenheiten dar. An *Rhinanthus alectorolophus* z. B. sah ich mehrere Exemplare dieser Hummel die Blumen mit den Oberkiefern durchbeissen, und dann den Rüssel durch eines der beiden so hervorgebrachten Löcher stecken, andere den Rüssel unter dem Kelche hineinschieben und die Blumenkronenröhre etwa in der Mitte ihrer Länge mit den zusammengelegten Kieferladen durchbohren, ein Exemplar endlich durch eine Seite des Kelches und der Blumenkrone hindurch dieselbe Durchbohrung vermittelst der Kieferladen vollziehen. Ebenso verschieden verfuhren verschiedene Individuen derselben Hummelart an *Silene nutans.*

b) Fortschritt desselben Individuums in der Zweckmässigkeit der Blumenbehandlung. An *Aconitum Lycoctonum* machte ein Exemplar derselben Hummelart den Versuch, auf normalem Wege zum Honige zu gelangen; als ihr das aber nicht gelang, durchbohrte sie mit den zusammengelegten Kieferladen das die Nektarien überdeckende Blatt und gelangte durch dieses Loch zum Honig. Andere Exemplare sah ich immer nur diese Durchbohrung an einer bestimmten Stelle vornehmen oder ein daselbst bereits befindliches Loch zum Honigdiebstahl benutzen. Es liess sich aber nicht entscheiden, ob sie diese Art der Honiggewinnung vielleicht schon ererbt oder auch erst gelernt hatten. Aehnliche Beispiele von *Bombus terrestris* habe ich in meinem Werke über Befruchtung der Blumen durch Insekten bei *Aquilegia vulgaris* und *Primula elatior* angegeben.

Unter die von einander untrennbaren körperlichen und geistigen Ausrüstungen der Blumenbesucher zu erfolgreicher Gewinnung von Blumennahrung ist auch die hochgradige Steigerung des Farben-, Geruchs- und Geschmackssinnes zu zählen, welche die ausgeprägtesten unter ihnen auszeichnet. Diese aber mag, von der geschlechtlichen Auslese benutzt, wieder zurückgewirkt haben auf Farben und Düfte der Blumenbesucher selbst, so dass das buntfarbige Kleid der Schmetterlinge und Schwebfliegen und die besonderen Duftvorrichtungen der Schmetterlinge vielleicht als mittelbar durch die Farben und Düfte der Blumen bedingt aufgefasst werden dürfen und müssen.

Allerdings konnten sich bunte Farben und süsse Düfte bei den Blumen nur ausbilden, wenn ihre Kreuzungsvermittler bereits fähig waren, Farben und Düfte zu empfinden und durch sie angelockt zu werden; aber umgekehrt mussten die bei den Blumen zur Entwicklung gelangten Farben und Wohlgerüche steigernd auf die Empfindungsfähigkeit ihrer Besucher zurückwirken, weil diesen die Fähigkeit, bessere von schlechteren Nahrungsquellen zu unterscheiden, im Wettkampfe ums Dasein von entscheidendem Vortheil war. Ein hochausgebildeter Farben- und Geruchssinn konnte dann nicht verfehlen, auch bei der geschlechtlichen Auslese der Blumenbesucher eine Rolle zu spielen. Denn ein an Farben und Düften sich ergötzender Heirathsbewerber wird selbstverständlich auch bei der Brautwahl und Brautwerbung durch seine Liebhaberei beeinflusst und giebt dem ihm im schönsten Farbenschmuck erscheinenden, am verführerischsten entgegenduftenden Gatten den Vorzug. So erklärt sich wol die Farbenpracht der Falter und die Entwicklung besonderer Duftvorrichtungen bei den Männchen derselben als eine indirekte Wirkung der Blumen auf die Entwicklung ihrer Kreuzungsvermittler. Der Einwand, dass ja auch bei nicht blumenbesuchenden Insekten wie z. B. bei Wanzen, Laufkäfern, Rüsselkäfern u. s. w. Entwicklung prächtiger Farben sich finde, die Farbenpracht der Blumenbesucher also für eine Abhängigkeit von dem Farbenschmuck der Blumen nichts beweisen könne, würde nur dann haltbar sein, wenn innerhalb derselben Familie oder Verwandtschaftsreihe eben so schön gefärbte Nichtblumenbesucher wie Blumenbesucher vorkämen, wenn also z. B. in der Abtheilung der *Phryganiden* eine ähnliche Farbenpracht sich fände wie bei den muthmasslich ihr entstammenden Schmetterlingen.

Auch unter den Fliegen sind die blumeneifrigsten und blumentüchtigsten, die Schwebfliegen, oft durch schöne Färbung ihres eigenen Körpers ausgezeichnet; und nicht wenige verrathen ihr Ergötzen an Farben durch das offenbare Wohlbehagen, mit welchem sie vor schön gefärbten Blumen längere Zeit schweben bleiben, ehe sie, plötzlich auf dieselben losschiessend, zu dem prosaischeren Geschäfte der Nahrungsgewinnung übergehen.

Bei den Bienen ist, obwol sie die eifrigsten und geschicktesten Blumenbesucher sind, eine prächtige Hautfärbung in der Regel nicht vorhanden. Doch steht diese Thatsache mit der Erklärung, welche so eben von der Farbenpracht der Schmetterlinge und Schwebfliegen gegeben wurde, in keinem Widerspruche. Denn bei den ausgeprägteren Bienen verdeckt in der Regel ein dichter Wald von Federhaaren die ganze Körperhaut und macht eine brilliante Färbung derselben nutzlos, die Ausprägung derselben durch geschlechtliche Auslese daher unmöglich; diese hat sich in solchen Fällen entweder auf die Farbe des Haarkleids gelenkt und diese geschmückt, wie z. B. bei den Hummeln, oder den Geruchs- und Gehörsinn sich zu nutze gemacht, wie nach Dr. Wolff bei der Honigbiene. Bei nackten Bienen aber ist eine schöne, selbst eine prächtig metallglänzende Körperhautfarbe etwas sehr gewöhnliches.

Mehr oder weniger nackte Körperhaut treffen wir unter den Bienen 1. unter den unausgeprägtesten (*Prosopis, Sphecodes, Halictus, Augochlora*), 2. unter den Kukuksbienen *Coelioxys, Epeolus, Nomada*, u. s. w.) 3. unter den ausgeprägtesten selbstsammelnden Bienen (*Anthidium, Euglossa*). Bei jeder dieser 3 Klassen hat die Nacktheit ihre besondere Ursache und verdient ihre besondere Besprechung. 1. Die genannten unausgeprägtesten Bienen haben die relative

Nacktheit von den Grabwespen ererbt; sie sind zu einem die Körperhaut verhüllenden Federhaarwald eben noch nicht fortgeschritten. Schöne Körperhautfärbung besitzen von ihnen *Prosopis variegata*, die *Sphecodes*arten, *Halictus cylindricus* und Verwandte, *Halictus morio* und Verwandte, vorzüglich aber die höchst zahlreichen, prächtig metallglänzenden *Augochlora* arten Brasiliens. 2. Die Kukuksbienen, welche, anstatt selbst Honig und Blüthenstaub für ihre Brut einzusammeln, es vorziehen, sich in die Nester fleissigerer Familiengenossen einzuschleichen und an das von diesen aufgespeicherte Larvenfutter ihre Eier abzulegen, entstammen ausgeprägten Zweigen der Bienenfamilie mit wohl entwickeltem Federhaar-Kleid. Da sie aber von dem im Haarkleide haften bleibenden Pollen keinen Gebrauch mehr machten, so wurde ihnen dasselbe nutzlos und durch Naturauslese beseitigt. Bei den Schmarotzerhummeln *(Psithyrus)*, die sich am spätesten von einem selbst sammelnden Zweige, dem der Hummeln, abgezweigt haben, ist auch die Beseitigung des nutzlos gewordenen Federhaarkleides noch am wenigsten weit gediehen. Schöne Körperhautfärbung zeigen von Kukuksbienen namentlich *Ammobates*, *Epeolus*, die zahlreichen *Nomada*arten, einzelne *Coelioxys*, in Brasilien *Leiopodus* u. a. m. 3. Die Nacktheit der *Euglossa*arten, die nicht schmarotzen, sondern mit Honig durchfeuchteten Pollen sammeln, den sie in mächtigen Ballen auf den ausgehöhlten spiegelglatten Flächen ihrer Hinterschienen anhäufen, dürfte sich, nach der Vermuthung meines Bruders Fritz Müller, der ihre Lebensweise wol am eingehendsten beobachtet hat [36], auf folgende Weise erklären: Ein für die Bienen gewiss nicht unwichtiger Umstand ist der verschiedene Grad von Schutz oder persönlicher Sicherheit, den ihnen die Blumen beim Besuche gewähren. Am schlimmsten sind die daran, die bei ihren Arbeit sichtbar sind, ohne selbst zu sehen, z. B. nur ihren Kopf in die Blumenröhren senken oder in eine oben weit offene trichterförmige Blüthe hinabsteigen. Besser daran sind schon die Bienen, die z. B. *Compositen* besuchen; ihren Feinden sichtbar, können sie auch selbst diese sehen und fliehen. Am besten geschützt sind vor den meisten Feinden (freilich nicht vor den Sammlern, denen gerade sie am hülflosesten preisgegeben sind) diejenigen, die in grossen, hinter ihnen sich schliessenden Blumen (z. B. des Löwenmäulchen, *Antirrhinum majus)* einfliegen. Scheue vorsichtige Bienen können daher wol gelernt haben, nur solche Blumen zu besuchen, bei deren Ausbeutung sie stets freien Umblick nach allen Seiten behalten, und sowol die eigenthümliche Flug- und Saugweise der *Euglossa*arten als ihre Nacktheit mag durch diesen Vortheil persönlichen Schutzes bedingt gewesen sein. Die Scheuheit und Vorsicht der *Euglossen* ergiebt sich deutlich aus folgenden Angaben meines Bruders über eine von ihm häufig beobachtete blaue Art *(E. coerulea nobis)*: »Sie hat in ihrem Benehmen etwas ganz Kolibriartiges. Neulich sah ich einer zu, die mit lang vorgestrecktem Rüssel an ihrem Lieblingsstrauch von Blume zu Blume flog; als sie durch eine kleine Bewegung, die ich machte, auf mich aufmerksam wurde, beschrieb sie rasch einen grossen Bogen und kam dann stossweise näher bis auf kaum einen Fuss Entfernung. Hier hielt sie scheinbar regungslos etwa 10—12 Secunden, flog dann im Kreise um mich herum und darauf wie ein Pfeil davon. Vielleicht war es dasselbe Thier, das einige Tage später, als es beim Honigsuchen mich gewahr wurde, der ich ganz still in der Nähe stand, in einem weiten Bogen sich mir näherte, ein paar mal rasch vor mir hin und her und dann zum Genusse der Blumen zurückflog, scheinbar meiner Nähe nicht weiter achtend.« Ihre Lieblingspflanze, *Buddleia*, umschwirrt sie in kurzen raschen Bogen, hält dann summend etwa eine Spanne vor einer ihrer bläulich violetten Aehren und rückt ihr stossweise näher, mehrere mal still stehend oder vielmehr stillschwebend *(sit venia verbo)*, ehe sie endlich an eine Blüthe anfliegt, von der sie nach raschem Saugen einer anderen Stelle des Busches zuschwirrt. An *Bixa Orellana* Pollen sammelnd lässt sie sich nicht, wie zahlreiche andere Bienen, dauernd zwischen den zahlreichen Staubgefässen dieser ansehnlichen rothen Blumen nieder, sondern schwebt vor denselben, fährt von Zeit zu Zeit auf die Staubfäden los, rafft Blüthenstaub rasch zusammen und bringt diesen, vor der Blume schwebend, an die Hinterschienen, worauf sie wieder, wie im Raube, eine neue Portion aus der Blume holt u. s. f. Da der ausserordentlich lange Rüssel überdies die *Euglossa*arten befähigt, in der Regel freischwebend zu saugen, (wie Kolibris, Schwärmer und Wollschweber), so konnte Pollen in ihrem Haarkleide, namentlich in dem der Oberseite, sich niemals ansammeln, es wurde dasselbe also durch die Scheuheit und Vorsicht des Thieres nutzlos und der Verkümmerung preisgegeben. War aber einmal durch Naturauslese der Leib der Pollen sammelnden Haare entkleidet, so konnte ihn bei einem Thiere

mit hochentwickeltem Farbensinne, welches sich mit unverkennbarem Wohlbehagen an den Farben der Blumen weidet, geschlechtliche Auswahl recht wohl mit glänzendem Smaragdgrün oder Azurblau schmücken.«

In der Scheuheit und Vorsicht beim Blumenbesuch und in der Nacktheit und schönen Färbung ihrer Körperhaut verhalten sich unsere *Anthidium*arten ähnlich den *Euglossa*arten. Die eben gegebene Erklärung passt daher auf beide.

Selbst die Farbe der Sammelhaare der weiblichen Bienen erscheint oft von den besuchten Blumen abhängig, indem sie mit derjenigen des von diesen gesammelten Pollens übereinstimmt.

Das gilt z. B. von den langen Haarbürsten der Hinterbeine von *Dasypoda* und *Panurgus*, von den Bauchbürsten zahlreicher Bauchsammler (*Osmia, Megachile, Anthidium*), von den Sammelhaaren zahlreicher brasilianischer Bienen (*Megacilissa, Tetrapedia, Centris, Epicharis*arten u. s. w.), bei denen bisweilen auch die Haare des Thorax demjenigen Pollen gleichfarbig sind, mit dem sie sich gewöhnlieh füllen. Die Ausbildung dieser Farbeneigenthümlichkeit lässt sich wol folgendermassen erklären: Die hellfarbige weithin sichtbare Blüthenstaubladung wurde für die Männchen zu einem wichtigen Erkennungszeichen der Weibchen. Für die unbeladenen Weibchen war es daher vortheilhaft, durch den Schein einer solchen Ladung die Aufmerksamkeit der Männchen auf sich zu ziehen [7].

Auch ganz unabhängig von geschlechtlicher Auswahl scheint die Farbe der Blumen auf die Farbe ihrer Kreuzungsvermittler ihren Einfluss ausgeübt zu haben. Die letzteren sind nämlich in manchen Fällen vor der Gefahr, während ihrer Blumenarbeit von Feinden bemerkt und erbeutet zu werden, durch Gleichfarbigkeit mit den besuchten Blumen sicher gestellt, vermuthlich, weil eben alle abweichend gefärbten Abänderungen der Vernichtung anheim gefallen sind.

Das unzweideutigste hierher gehörige Beispiel ist eine gesellig lebende Wespe Brasiliens, *Apoica pallida Lep.*, welche, ebenso wie unsere *Polistes gallica*, eine einzige unbedeckte Brutwabe baut, aber nur des Nachts dem Blumenhonige nachgeht, während sie bei Tage still im Neste sitzt. Mit Ausnahme des Kopfes und der Vorderbrust ist sie oberseits weisslichgelb gefärbt und erscheint bei Mondschein gerade ebenso weiss, wie die meisten Nachtblumen sind, die sie besuchen kann und besucht. Wenn sie daher bis zur Mittelbrust in einer Nachtblume steckt, so ist sie schon aus geringer Entfernung vollständig unsichtbar. Auch die nachher zu besprechende *Yucca*motte ist den *Yucca*blüthen, auf denen sie ausschliesslich sich aufhält, gleichfarbig und dadurch gegen Feinde geschützt.

Endlich giebt es Fälle, in welchen die Farbe eines Insektes erst durch eine längere Kette von Zwischengliedern mit der Farbe der Blumen ursächlich verknüpft erscheint.

Einige brasilianische Kukuksbienen, *Melissa* und *Ctenioschelus*, sind den *Euglossa*arten täuschend ähnlich gefärbt und schmarotzen vermuthlich in deren Nestern. Falls diese Vermuthung richtig ist, lässt sich folgende Kette ursächlichen Zusammenhanges annehmen: 1. Die Blumen haben schöne Farben erlangt, weil diejenigen am häufigsten gekreuzt wurden, welche den Insekten am meisten in die Augen fielen. 2. In Folge der schönen Blumenfarben hat sich bei den ausgeprägteren Blumenbesuchern überhaupt und bei den Bienen und *Euglossa* insbesondere der Farbensinn gesteigert, weil diejenigen im Wettkampfe um die Nahrung im Vortheil waren, welche ärmere und reichere Nahrungsquellen am besten unterscheiden konnten. 3. In Folge des gesteigerten Farbensinnes hat sich bei *Euglossa*, wie bei vielen nackten Bienen die geschlechtliche Auswahl auf die Hautfarbe gerichtet und diese mit glänzendem Azurblau und Smaragdgrün geschmückt. 4. Die in *Euglossa*nestern schmarotzenden Kukuksbienen, *Melissa* und *Ctenioschelus*, sind den von ihnen betrogenen Wirthen durch Naturauslese täuschend ähnlich gefärbt worden, weil alle abweichend gefärbten Individuen sich nicht unbemerkt in die mit Larvenfutter versorgten Nester der *Euglossa* einschleichen und daher nicht zur Hinterlassung von Nachkommenschaft gelangen konnten.

Durch eine gleiche Kette ist die Farbe unserer Federfliegen, *Volucella bombylans* und *plumata*,

welche täuschend den Hummeln gleichen, in deren Nestern sie schmarotzen, mit der Entwicklung der Blumenfarben ursächlich verknüpft.

Andererseits sind, aber keineswegs in allen Fällen, in denen lebhaft gefärbte Insekten auf lebhaft gefärbten Blumen angetroffen werden, die Farben der ersteren irgend wie durch die Farben der letzteren bedingt.

So ist die prächtig metallisch grün glänzende Färbung einiger blumenbesuchenden Käfer z. B. des *Cryptocephalus sericeus* und der *Anthaxia nitidula*, als sehr unausgebildeter Blumenbesucher, jedenfalls unabhängig von ihren Blumenbesuchen, vielleicht durch geschlechtliche Auslese, zur Ausprägung gelangt. Ihre Neigung zu glänzenden Farben spricht sich aber bei ihren Blumenbesuchen darin unverkennbar aus, dass sie besonders lebhaft gelbgefärbte Blumen aufsuchen und dass *Anthaxia nitidula* auch als Hochzeitsbett brennend gelbe Blumen, z. B. die von *Ranunculus repens*, wählt.

Eine weitere Einwirkung der Blumen auf ihre Kreuzungsvermittler tritt dann ein, wenn sich diese für ihre und ihrer Brut Ernährung ganz auf eine bestimmte Blumenart beschränken. Denn sobald diese Beschränkung zur erblichen Gewohnheit geworden ist, hat sich der Blumenbesucher auch in der Wahl seines Wohnortes und seiner Brutstätte von seiner auserwählten Lieblingsblume abhängig gemacht.

So besuchen zwei Mauerbienen, *Osmia caementaria* und *adunca*, ausschliesslich oder fast ausschliesslich die Blumen von *Echium vulgare* und wählen dementsprechend zur Anlage ihrer Brutzellen Plätze, in denen es an *Echium* nicht mangelt. *Osmia pilicornis* beköstigt bei Lippstadt sich und ihre Brut ausschliesslich, *O. fusca* fast ausschliesslich mit Honig und Blüthenstaub von *Pulmonaria officinalis*. Beide nisten daher auch nur in Gebüschen, in welchen diese *Pulmonaria* wächst, letztere in leeren Schneckengehäusen von *Helix nemoralis*.

Noch weit vollständiger wird die Abhängigkeit des Kreuzungsvermittlers von der Blume dann, wenn er seine Eier in deren Fruchtknoten legt, so dass sich seine Larven in denselben gross fressen, wie es in Bezug auf die Feigen *(Ficus)* schon LINNÉ angegeben und in Bezug auf *Yucca*arten neuerdings der Staatsentomolog von Missouri, Professor RILEY in St. Louis, entdeckt hat.

Die kleinen eingeschlechtigen Blüthen der Feigen sitzen an der Innenwand eines hohlen, bis auf eine kleine Oeffnung ringsum geschlossenen Blüthenbodens von Ei-, Birn- oder Kugelform, und zwar sitzen auf dem Boden der Höhle oder Urne die weiblichen, gegen den Hals oder die Oeffnung hin die männlichen Blüthen. Manche Blüthenstände werden jedoch durch Verkümmerung der männlichen Blüthen rein weiblich, andere durch folgende wunderbare biologische Wechselbeziehung rein männlich: die Weibchen gewisser Gallwespen *(Cynips)* kriechen durch die kleinen Oeffnungen in die Urnen und legen in den Fruchtknoten jeder weiblichen Blüthe ein Ei, so dass sich nun in demselben statt eines pflanzlichen ein thierischer Embryo entwickelt. Die Gallwespe, welche aus diesem hervorgeht, schlüpft gerade aus, wenn die Antheren der männlichen Blüthen aufspringen und kommen daher so mit Blüthenstaub behaftet aus den Urnen heraus, dass sie, in weibliche Urnen kriechend, nicht umhin können, die Blüthen derselben mit den an ihren Narben haften bleibenden Pollenkörnern zu befruchten [37].

Noch merkwürdiger ist, nach RILEY's Darstellung [38], die Befruchtung der mit aufspringenden Kapselfrüchten versehenen *Yucca*arten durch eine von ihm neu entdeckte Motte, *(Pronuba Yuccasella, Riley.)*, indem dieselbe nicht nur ebenfalls in ihrer ganzen Existenz von dem Gedeihen ihrer Lieblingsblume abhängig ist, sondern überdies in einer bis jetzt einzig dastehenden Weise der Uebertragung des Pollens auf die Narbe derselben sich angepasst hat.

Es ist nämlich das erste Kiefertasterglied dieser Motte beim Männchen von gewöhnlicher Bildung, beim Weibchen, dem Geschäfte der Pollenübertragung entsprechend, in ein langes, cylindrisches, nach unten gerichtetes Glied umgebildet, welches eingerollt und zum Aufgreifen des Blüthenstaubes benutzt werden kann; es wird zu dieser Verrichtung noch dadurch besonders befähigt, dass es jederseits mit einer Reihe steifer, nach innen gerichteter Borsten besetzt ist. Mit diesen Greiforganen, welche die Hälfte des Leibes an Länge erreichen, sammelt die *Yucca*-

motte, an den nach aussen gebogenen Staubfäden emporkletternd, Pollenballen bis zum dreifachen Umfange ihres Kopfes und trägt sie, zwischen den Greiforganen und den Vorderbeinen festgehalten, zur Narbe, wo sie, indem sie ihr Saugorgan in die Narbenhöhle (h, 2 fig. 32) steckt, um deren Feuchtigkeit zu saugen, gleichzeitig mittelst der entrollten Greiforgane den Pollen in die Narbenhöhle hinabschiebt. Vor der Vollziehung dieser Befruchtungsarbeit durchbohrt sie mit ihrer spitzen und harten Legescheide die Seitenwand des Fruchtknotens und senkt in denselben ein Ei, was, ebenso wie das Besuchen der Narbe, in derselben Blüthe 2—6 mal wiederholt wird. Obgleich nun jede der aus den Eiern kommenden Larven im Laufe ihrer Entwicklung 18—20 Samen verzehrt, so bleiben doch, da über 200, in 6 Reihen geordnet, in einer Kapfel enthalten sind, hinreichend zahlreiche Samenkörner übrig, um die Fortpflanzung der *Yucca* zu sichern. Ausgewachsen bohrt die Larve ein Loch durch die Kapsel, lässt sich an einem Faden auf den Boden, bohrt sich einige Zoll tief ein und spinnt sich in einen ovalen Cocon, in welchem sie Herbst, Winter und Frühling verbringt, um sich etwa 14 Tage vor dem Beginne der Blüthezeit der *Yucca* zu verpuppen und mit dem Beginne der Blüthezeit auszuschlüpfen.

Fig. 30. Yucca und die Yuccamotte.



1 Blüthe einer Yucca (*recurvata Salisb.* aus Georgia) $^5/_8$ natürlicher Grösse, nach Entfernung zweier Perigonblätter, um Fruchtknoten (ov) und Staubgefässe (a) zu zeigen. 2 Narbenhöhle, von oben gesehen $(4^1/_2 : 1)$. 3 Ende eines Staubgefässes $(4^1/_2 : 1)$, fi Staubfaden, po Pollen. 4 Die Yuccamotte mit zusammengelegten Flügeln. 5 Dieselbe mit ausgebreiteten Flügeln. 6 Kopf mit Pollenladung (po), r Rüssel (Kieferlade), m Kiefertaster, m' erstes Kiefertasterglied. 7 Kiefertaster des Weibchens. 8 Kiefertaster des Männchens. 9 Legescheide. 10 Einzelne Borste von 7. (4—10 nach Riley.)

In diesen Fällen sind also beide, die Blume und das ihre Kreuzung vermittelnde Insekt, in dem Grade von einander abhängig, dass jedes von beiden nur mit dem andern und durch dasselbe zu bestehen und sich fortzupflanzen vermag.

Kapitel 20.

Bedeutung der besprochenen Anpassungen für unsere Naturauffassung.

Wir sind zwar noch sehr weit von der Möglichkeit entfernt und werden es vielleicht niemals in annähernder Vollständigkeit erreichen, die gesammten Blumen nach ihrer natürlichen Verwandtschaft zu ordnen und als die jetzt blühenden Glieder eines reich verzweigten Stammbaumes darzustellen. Aber so viel lässt sich mit Sicherheit erkennen: In verschiedenen Zweigen des Blumenstammbaumes ist die Entwicklung von einfachen, regelmässigen, offenen Blumenformen aus, weit entfernt, einer und derselben Anpassungsrichtung zu folgen, in den mannigfachsten Richtungen weiter geschritten und hat auf die mannigfachste Weise bei ausreichendem Insektenbesuche Sicherung der Kreuzung, bei unzureichendem Sicherung der Selbstbefruchtung erlangt. Aber auch diese Einzelrichtungen sind keine stetigen gewesen, wie sie sein müssten, wenn man sie einem vorgefassten Plane zuschreiben wollte; sie haben vielmehr, den jeweiligen

Umständen entsprechend, auf das mannigfachste gewechselt. Bisweilen haben sich durch Anpassung an gleiche Lebensbedingungen von den verschiedensten Ausgangspunkten entsprungene Blumenformen einander wunderbar ähnlich gestaltet. Bisweilen wieder haben sich die auf einander folgenden Glieder derselben Entwicklungsreihe nach einander ganz verschiedenen Lebensbedingungen angepasst oder sind selbst zu einer früheren Anpassung zurückgekehrt. Bei der Wichtigkeit dieser Sätze für eine einheitliche Naturauffassung, und gegen die Annahme einer in den ursächlichen Zusammenhang der Erscheinungen wunderthätig eingreifenden Hülfsfigur, mag man sie nun als vorgefassten Schöpfungsplan, als hellsehendes Unbewusstes oder in verschämterer Weise als Entwicklungsgesetz bezeichnen, ist es wol der Mühe werth, dieselben einzeln mit bestimmten Thatsachen zu belegen, wenn dieselben auch, in den vorigen Kapiteln zerstreut, bereits zum grossen Theile mitgetheilt worden sind.

In Bezug auf die Mannigfaltigkeit der Abänderungen, durch welche Abkömmlinge einer und derselben einfachen offenen Blumenform eine Steigerung des Insektenbesuches erreichen können, wird es hinreichen, an die Familie der *Ranunculaceen* zu erinnern, deren zahlreiche Glieder in der Lage und Ausbildung ihrer Nektarien, in der Steigerung der Augenfälligkeit und der Beschränkung des Besucherkreises auf das mannigfachste differiren.

Die verschiedenen Abkömmlinge derselben honiglosen Stammeltern sind in dieser Familie theils honiglos geblieben, wie *Clematis, Thalictrum, Anemone,* theils haben sie an den Kelchblättern (11, fig. 31), theils in der verschiedensten Ausprägung an den Blumenblättern (1—10. 14, fig. 31), theils an den Staubgefässen (12, fig. 31), theils an den Fruchtblättern (13, fig. 31) mehr oder weniger wirksame Nektarien entwickelt.



Fig. 31. Mannigfache Entstehung und Ausprägung der Nektarien in der Familie der *Ranunculaceen.*

1 *Ranunculus.* 2 *Eranthis hiemalis.* 3 *Delphinium elatum.* 4 *Nigella.* 5 *Trollius europaeus.* 6 *Myosurus minimus.* 7 *Helleborus niger.* 8 *Helleborus foetidus.* 9 *Aconitum.* 10 *Aquilegia.* 11 *Paeonia.* 12 *Pulsatilla vernalis.* 13 *Caltha palustris.* 14 *Ranunculus pyrenaeus.* *Ranunculus pyrenaeus* zeigt für sich allein eine erstaunliche Variabilität der Nektarien [25].

Die Augenfälligkeit wird durch die mannigfaltigsten Farben bald von den Kelchblättern *(Eranthis, Helleborus, Anemone, Caltha),* bald von den Blumenblättern *(Ranunculus, Paeonia),* bald von beiden zugleich *(Aquilegia, Delphinium),* bald von den Staubfäden bewirkt *(Thalictrum aquilegiaefolium),* bald fehlt es gänzlich an augenfälligen Theilen *(Th. minus).* Die Blumengestaltung ist bald die von den Stammeltern ererbte einfache, offene, regelmässige geblieben, bald hat sie sich engeren Besucherkreisen, oder ganz bestimmten Insektenformen *(Delphinium* z. B. den langrüsseligsten Hummeln) angepasst, bald hat sie sich durch Schwinden der Blumenblätter noch vereinfacht oder ist sogar zur Windblüthigkeit zurückgekehrt *(Thalictrum minus).*

Ist dann den Blumen durch die eine oder andere Anlockung ausreichender Insektenbesuch zu Theil geworden, so stehen ihnen wieder die mannigfachsten Wege offen, Kreuzung durch Vermittlung der besuchenden Insekten unausbleiblich zu machen; und je nach den Abänderungen, die sich gerade dargeboten haben, sind bei verschiedenen Pflanzen in der That die allerverschiedensten Kreuzung sichernden Blüthen-Einrichtungen zur Ausprägung gelangt.

Rufen wir uns kurz die hauptsächlichsten bereits erläuterten Fälle ins Gedächtniss zurück. Manche Blumen sind, nachdem es ihnen gelungen war, überreichlichen Insektenbesuch an sich zu locken, wieder zur Getrenntgeschlechtigkeit zurückgekehrt, welche ihren archispermischen Stammeltern eigen war. Und zwar sind einige zweihäusig geworden, entweder mit Erhaltung von Zwischenstufen *(Valeriana dioica)* oder ohne solche *(Bryonia dioica)*, andere einhäusig *(Akebia quinata, Rhus Cotinus)*, andere gynodiöcisch *(Glechoma hederaceum)*. Von den zwitterblüthig gebliebenen Blumen haben sehr zahlreiche die Sicherung der Kreuzung dadurch erreicht, dass sich die beiderlei Geschlechtsorgane derselben Blüthe nicht gleichzeitig, sondern nach einander zur Reife entwickeln (Dichogamie); besonders häufig eilt die Entwicklung der Staubgefässe derjenigen der Narben voraus (Proterandrie); so bei *Malva, Polygonum Bistorta, Tilia* (fig. 18), bei den *Umbelliferen* (fig. 19), *Compositen*, Nelken, bei der grosshülligen Form der gynodiöcischen *Labiaten*; in seltenen Fällen entwickeln sich die Narben vor den Staubgefässen zur Reife (Proterogynie), so bei *Aristolochia, Arum, Calla* u. a. In zahlreichen anderen Fällen hat die Ausprägung der Heterostylie Sicherung der Kreuzung herbeigeführt, und zwar sehr häufig dimorphe Heterostylie, wie bei *Primula* und *Pulmonaria* (Fig. 28), weit seltener trimorphe Heterostylie, wie bei *Lythrum Salicaria*, zahlreichen *Oxalis* und einigen *Pontederia*-arten. In denjenigen Zwitterblüthen, welche Staubgefässe und Stempel gleichzeitig zur Reife entwickeln, ist oft durch einfaches Hervorragen der Narbe über die Staubgefässe Sicherung der Kreuzung erreicht worden, so bei den grossblumigen Formen von *Euphrasia officinalis, Rhinanthus crista galli* und *Viola tricolor* (fig. 14), bei *Melilotus officinalis, Gentiana bavarica, Lonicera Periclymenum* (fig. 22) und vielen *Labiaten* (fig. 23), oft auch durch eine derartige gegenseitige Stellung der Staubgefässe und Narben, dass beide von entgegengesetzten Seiten des Besuchers berührt werden, wie z. B. bei vielen *Cruciferen (Cardamine pratensis*, fig. 20). Ungemein mannigfaltig sind ferner diejenigen Blumenmechanismen, welche Staubgefässe und Narben getrennt halten, bis ein Kreuzungsvermittler sich einfindet, dann aber diesem den Pollen so anheften, dass er in später besuchten Blumen derselben Art auf die Narben gelangen muss. Wir haben Beispiele kennen gelernt, in welchem das besuchende Insekt mit losem, pulverigem Blüthenstaub bestreut wird: *Euphrasia officinalis, Rhinanthus crista galli*, andere, in denen es sich selbst die Staubgefässe gegen den Bauch schlägt: *Veronica Chamaedrys* (fig. 24), andere, in denen ihm der Blüthenstaub an den Rüssel geschossen wird *(Martha fragrans)*, andere, in denen ihm Blüthenstaubkölbchen angekittet werden, und zwar auf die Stirn *(Listera ovata*, fig. 16) oder auf die Augen *(Orchis maculata*, fig. 17), andere, in denen ihm Blüthenstaubkölbchen mittelst besonderer Klemmkörper angeklemmt werden *(Asclepiadeen)*, andere endlich, in denen es sich eine bestimmte Körperstelle mit klebrigem Pollen beschmiert *(Cypripedium Calceolus)*; und in allen diesen Fällen wird der Pollen in später besuchten Blüthen mit Sicherheit auf die Narben abgesetzt.

Auch diejenigen Einrichtungen, durch welche solchen Blumen, die es zur Anlockung ausreichenden Insektenbesuches nicht gebracht haben, regelmässige Selbstbefruchtung zu Theil wird, haben sich in verschiedenen Familien, je nach den zufällig eingetretenen Abänderungen, in verschiedenster Weise ausgeprägt.

Sehr häufig bringen die sich schliessenden Blumenkronen, bei den *Cruciferen* die sich streckenden Staubgefässe den Pollen mit den Narben in Berührung. Bei *Myosotis versicolor* streckt sich die beim Aufblühen noch kleine und unausgefärbte Blumenkrone und schiebt so die fünf ihr anhaftenden Antheren dicht an dem einen Narbenknopfe vorbei; bei *Myosurus minimus* streckt sich umgekehrt die kegelförmige Pistillgesellschaft und schiebt ihre Narben an dem einfachen Antherenkreise vorbei *(Nature, Vol. X p. 129)*.

Bei *Malva rotundifolia* krümmen sich die Narbenäste bis zur Berührung mit den pollenbehafteten Staubgefässen, bei *Ophrys apifera* treten die Staubkölbchen aus ihren Taschen und hängen an ihren Stielen herab bis zur Berührung mit den Narben u. s. w.

Ferner sind Blumen, welche bei hinreichendem Insektenbesuche durch die eine oder andere der oben genannten Einrichtungen eine Sicherung ihrer Kreuzung bereits erlangt hatten, nicht selten später von glücklicheren Concurrenten so weit überholt worden, dass ihnen ausreichender Insektenbesuch nicht mehr

zu Theil wurde und haben dann in der Regel die Möglichkeit der Selbstbefruchtung wiedergewonnen. Auch diese die Möglichkeit der Selbstbefruchtung wiederherstellenden Abänderungen lassen keinen ihnen zu Grunde liegenden Plan erkennen, sondern sind oft bei Nächstverwandten weit verschieden, bei weit auseinander stehenden Arten überraschend ähnlich.

Die kleinblumige Blüthenform von *Viola tricolor* kehrt z. B. die Oeffnung ihres Narbenkopfes der Innenseite der Blüthe zu, so dass Pollen derselben in sie hineinfällt, *Viola odorata* dagegen erreicht bei ausbleibendem Insektenbesuche den Nothbehelf der Selbstbefruchtung durch kleistogamische Blüthen. Andererseits kehren Blumen der verschiedensten Familien, welche durch Hinausragen der Narben über die Antheren die Möglichkeit der Selbstbefruchtung verloren hatten, auf dieselbe Weise zu derselben zurück, indem sie die Griffel bis zur Berührung mit dem Blüthenstaub umbiegen, wie z. B. *Malva rotundifolia* und *Rhinanthus minor*.

Auch die von uns kennen gelernten Beispiele von Anpassungen an bestimmte Insektenformen (Kap. 12. 13. 14) liefern für die Verschiedenheit der Richtungen, nach welchen hin verschiedene Blumen sich vervollkommnet haben, eben so viele Belege. Und gerade bei diesen speciellen Anpassungen sind bisweilen von den verschiedensten Ausgangspunkten entsprungene Blumenformen durch gleiche Lebensbedingungen einander überraschend ähnlich gestaltet worden.

So haben *Polygala myrtifolia (Polygaleen)* und *Collinsia bicolor (Scrophulariaceen)*, obgleich sie weit entfernten Zweigen des Blumenstammbaumes angehören, eine auffallende Uebereinstimmung der äusseren Form und der Befruchtungseinrichtung mit den *Papilionaceen* erlangt, indem sie sich denselben Bewegungen der honigsuchenden Bienen angepasst haben wie diese. *Arum maculatum* und *Aristolochia Clematidis*, die sich beide der Kreuzungsvermittlung durch obdachlose winzige *Dipteren* angepasst haben, stimmen in der Bildung eines vorübergehenden Gefängnisses, der Proterogynie und mehreren anderen Stücken überein. Zahlreiche Nachtschwärmerblumen der verschiedensten Familien sind sich durch blasse Blumenfarbe, abendliches Aufblühen und kräftig Duften und durch lange honighaltige Blumenröhren in hohem Grade ähnlich u. s. w.

Ebenso sind auch Blumenbesucher der verschiedensten Abstammung durch Anpassung an gleiche Lebensverhältnisse einander bisweilen zum Verwechseln ähnlich geworden.

Fig. 32. Kolibri und grosse Kolibrimotte *(Macroglossa Titan)*, nach BATES.



So erzählt BATES [32]: »Verschiedene Male schoss ich aus Versehen eine Kolibri-Motte, anstatt eines Vogels. Diese Motte *(Macroglossa Titan)* ist nur wenig kleiner als gewöhnlich der Kolibri, ihre Art zu fliegen aber und die Art, wie sie sich vor den Blüthen in Schwebung hält, indem sie dieselben mit dem Rüssel untersucht, sind ganz so wie bei dem Kolibri, und es bedurfte der Beobachtung mehrerer Tage, ehe ich sie im Fluge von einander unterscheiden lernte.« Ebenso schrieb mir vor einer Reihe von Jahren mein Bruder FRITZ MÜLLER aus Südbrasilien: »Ein grosser Busch einer prächtig himmelblauen hiesigen *Salvia*, der jetzt in meinem Garten blüht, wird von einer *Macroglossa* besucht, die in Gestalt, Farbe und Flugweise eine so täuschende Aehnlichkeit mit einem Kolibri hat, dass meine Kleinen mir dieselbe als einen merkwürdigen Kolibri mit sechs Beinen ankündigten.«

Noch schlagender zeigt sich die Planlosigkeit der Blumenentwicklung darin, dass sich in manchen Fällen die aufeinander folgenden Descendenten derselben Stammeltern im Wechsel der Zeiten ganz verschiedenen Lebensbedingungen

angepasst haben, ja unter Umständen sogar zu früher bereits erreicht gewesenen und dann nutzlos gewordenen und verloren gegangenen Anpassungen zurück gekehrt sind.

Blumen, die sich im Nothfall selbst befruchteten, haben oft, bei hinreichend gesteigertem Insektenbesuche, die Möglichkeit der Selbstbefruchtung eingebüsst, sind aber, wenn sie von glücklicheren Concurrenten überholt wurden, zu derselben zurückgekehrt (siehe oben!). Abkömmlinge windblüthiger Stammeltern sind insektenblüthig und später im Drange der Noth wieder windblüthig geworden (*Thalictrum, Poterium, Artemisia, Pringlea*). Ursprünglich einfache, regelmässige, ziemlich allgemein zugängliche Blüthen (der *Scrophulariaceen*) haben sich einseitig der Kreuzungsvermittlung durch Hummeln angepasst (*Rhinanthus*), dann gleichzeitig Hummeln und Faltern zwei besondere Thüren geöffnet (*Rh. alectorolophus*), endlich auf alpinen Höhen die Hummelthüre geschlossen und nur noch die Falter zur Kreuzungsvermittlung zugelassen [24].

Die einfachen offenen regelmässigen Blüthen der Stammeltern der Gattung *Gentiana* haben sich jedenfalls, wie *G. lutea* noch jetzt bei ausbleibendem Insektenbesuche, selbst befruchtet. Ihre Nachkommen haben sich theils Bienen und Faltern zugleich angepasst (Untergattung *Endotricha*), theils einseitig den Hummeln (*Coelanthe*). Gewisse den Hummeln angepasste (*Coelanthe*) Arten sind dann in hochalpinen Gegenden zu Tagfalter- und Tagschwärmer-Blumen geworden! (Untergattung *Cyclostigma*.) Die unscheinbarsten Glieder derselben (z. B. *G. nivalis*) sind endlich wieder zu regelmässiger Selbstbefruchtung bei ausbleibendem Insektenbesuche zurückgekehrt [24].

Noch mehr aber als die soeben angedeuteten mannigfachen Richtungen der gegenseitigen Anpassung zwischen Blumen und Insekten widersprechen die Ausführungen derselben der Vorstellung eines vorbedachten Schöpfungsplanes. Denn:

1. sind die unter den vorliegenden Lebensbedingungen nützlichen Eigenthümlichkeiten in manchen Fällen sehr unvollkommen zur Ausprägung gelangt.

Man vergleiche z. B., was im 9. Kapitel bei *Posoqueria* über die bei Tage sich öffnenden Blüthen und was im 12. bei *Lilium Martagon* von der durch Naturauslese noch höchst mangelhaft beseitigten lebhaften Farbe gesagt ist.

2. begegnen wir sehr häufig nutzlosen Organen.

Bei Blumen sind nicht selten Organe, die sich in allmählicher Entwicklung zum grössten Vortheile der Pflanzen ausgebildet hatten, unter veränderten Lebensbedingungen nutzlos geworden und der Verkümmerung anheimgefallen.

Die Beispiele von geschwundenen, verkümmerten oder zu neuer Function umgebildeten Blüthentheilen sind so ungemein zahlreich und so allbekannt, dass es einer einzelnen Aufzählung nicht bedarf. Ich beschränke mich deshalb darauf, auf einen einzigen von mir an einer andern Stelle [33] näher erörterten Fall hinzudeuten, in welchem in 4 auf einander folgenden Perioden sämmtliche Staubgefässe einer Blüthe verkümmert sind, und ein zierlich wirkender Hebelmechanismus, der in einer langen Reihe auf einander folgender Schritte zur Ausprägung gelangt war und mit bewundernswerther Sicherheit den Blüthenstaub auf den Rücken der besuchenden Hummeln heftete, wieder nutzlos geworden ist und jetzt alle möglichen Rückbildungsstufen darbietet. Er findet sich an den kleinblumigen rein weiblichen Stöcken von *Salvia pratensis*.

Ebenso sind bei blumenbesuchenden Insekten langsam erworbene Ausrüstungen, nachdem sie durch Veränderung der Lebensweise nutzlos geworden waren, in mehr oder weniger zurückgebildetem Zustande erhalten geblieben oder auch ganz wieder geschwunden.

So hat sich bei den weiblichen Bienen, wie wir gesehen haben, als Ausrüstung zur Gewinnung des Blüthenstaubes, den sie zur Beköstigung ihrer Brut gebrauchen, in stufenweiser Steigerung ein Federhaarkleid, eine Verbreiterung der Fersen und ein besonderer Pollensammelapparat ausgebildet. Von verschiedenen Abtheilungen so ausgerüsteter Bienen sind aber einzelne Zweige nachträglich zur Kukukslebensweise übergegangen, indem sie, statt selbst für ihre Nachkommenschaft Honig nnd Blüthenstaub einzusammeln, es vorziehen, ihre Eier in schon mit Larvenfutter versorgte Nester anderer Bienen zu legen. Bei diesen Kukuksbienen nun ist, je nach dem Alter ihrer Kukukslebensweise mehr oder weniger vollständig, die Körperoberfläche

wieder nackt, die Ferse wieder schmaler geworden und der besondere Pollensammelapparat wieder verschwunden [34].

Aber nur von Urahnen auf ganz anderen Lebensbedingungen ausgesetzte Nachkommen, sondern auch vom weiblichen Geschlechte auf das ganz andern Lebensbedingungen ausgesetzte männliche haben sich Ausrüstungen vererbt, welche dann dem Inhaber völlig nutzlos sind.

Bei den Bienen sind ausschliesslich die Weibchen mit der Versorgung der Nachkommenschaft beschäftigt (die sogenannten Arbeiter der geselliglebenden Bienen sind geschlechtlich verkümmerte Weibchen); nur sie sammeln Blüthenstaub; nur ihnen kann daher ein besonderer Pollensammelapparat nützen; also kann auch nur bei ihnen ein solcher zur Ausprägung gelangt sein. Ziemlich auf der höchsten Stufe seiner Ansbildung treffen wir den besonderen Pollensammelapparat der Hinterbeine bei den Hummeln an. Bei manchen Hummelarten findet sich derselbe nun mehr oder weniger vollständig, bei *Bombus lucorum L.* meist ganz vollständig auch bei den Männchen, denen er absolut nutzlos ist und bei denen sich seine Anwesenheit offenbar nur durch Ererbung von der Mutter erklären lässt.

3. gereichen die zwischen Blumen und Insekten zu Stande gekommenen Beziehungen nicht selten der einen Seite, bisweilen sogar beiden zum grössten Nachtheile.

Die Insekten und Vögel besuchen die Blumen nur in eigennütziger Absicht; nur in eigenem Interesse führen sie die Bewegungen aus, welche ohne ihr Wissen und Wollen auch den Pflanzen durch Vermittlung der Kreuzung nützlich werden. So oft sie ihre Absicht durch den Blumen nutzlose oder verderbliche Thätigkeit bequemer oder besser erreichen können, geben sie die Blumen rücksichtslos dem Verderben preis.

Das gilt nicht nur von mehr zufälligen Blumenbesuchern, die selbst keinerlei Anpassung an Gewinnung der Blumennahrung zeigen, wie die *Crocus* abbeissenden Sperlinge, die *Primula* zerbeissenden Dompfaffen, viele Käfer (*Cetonia, Trichius, Phyllopertha* u. s. w.), die alle zarten Blüthentheile ohne Unterschied abweiden; es gilt ebenso von den ausgeprägtesten Blumengästen, die in ihrer Ernährung ganz auf Blumen angewiesen und mit wundervollen Ausrüstungen zur Gewinnung ihrer Blumennahrung versehen sind. Schmetterlinge z. B. saugen aus zahllosen Bienenblumen den Honig, ohne den Entgelt der Kreuzungsvermittlung zu leisten. Hummeln, besonders *Bombus terrestris* und *mastrucatus*, durchbeissen und durchbohren die mannigfachsten honighaltigen Blumenröhren und stehlen den Blumenhonig durch die so gemachten Löcher. Selbst unsere Honigbiene macht sich dieses Diebstahls mit Einbruch schuldig, indem sie bald die von den Hummeln gemachten Löcher benutzt, wie z. B. bei *Lamium album*, bald selbst Einbruch verübt, wie z. B. bei *Trifolium pratense*.

Ebenso sind bei den Blumen nur solche Einrichtungen zur Ausprägung gelangt, welche ihnen selbst nützen, gleichgültig, ob die Kreuzung vermittelnden Insekten dabei ebenfalls ihren Vortheil finden oder nicht.

Einsichtigere Kreuzungsvermittler, wie z. B. ausgeprägtere Bienen, lassen sich allerdings nicht leicht zu öfters wiederholten Besuchen derselben Blumenart veranlassen, ohne selbst ihre Rechnung dabei zu finden; die meisten Wechselbeziehungen zwischen Blumen und Insekten gereichen daher beiden Seiten zum Vortheil. Dummere Insekten dagegen, wie mamentlich kurzrüsselige Fliegen, sind nicht selten (bei Täusch- und Fallenblumen) in den Dienst der Kreuzungsvermittlung gewisser Blumen gespannt, die ihnen gar keinen eigenen Vortheil bieten, ja die sie wol sogar (wie *Stapelia*) um ihre ganze Nachkommenschaft betrügen. (Noch einseitiger zum Nutzen der Pflanzen und zum Schaden der Insekten ausgefallen sind die Ausrüstungen der insektenfressenden Pflanzen [45]).

Endlich fehlt es auch nicht an solchen Beziehungen zwischen Blumen und Insekten, die für beide Seiten nutzlos, oder für die eine nutzlos, für die andere verderblich oder sogar für beide verderblich ausfallen.

In zahllosen Fällen suchen Insekten auf Blumen vergeblich nach Ausbeute und entfernen sich wieder ohne eigenen Erfolg und ohne Erfolg für die Blumen. Vgl. z. B., was im vorigen Kapitel von *Melampyrum arvense* gesagt ist. Zahlreiche andere Beispiele sind in meinem Werke [23] verzeichnet.

Nutzlos für die Blume, verderblich für das besuchende Insekt ist es, wenn Ameisen sich mit ihren Krallen in den Klemmkörpern von *Asclepias syriaca* fangen und nicht wieder loskommen können [23] oder wenn *Andrena parvula*, in die Bienenfalle des Frauenschuh gerathen, sich nicht wieder herauszuhelfen weiss und darin verhungert oder wenn *Meligethes* beim Herauskriechen an der *Cypripedium*blüthe an dem klebrigen Pollen haften bleibt und sich zu Tode zappelt [23].

Nutzlos für das Insekt und verderblich für die Blumen ist es, wenn ein Bockkäfer, *Strangalia atra*, in der vergeblichen Hoffnung auf Ausbeute zahlreiche Blüthen von *Orchis maculata* besucht, ihrer Staubkölbchen beraubt und sich an den Kopf heftet [18].

Verderblich für beide Theile endlich ist es, wenn gewisse *Musciden* in den Blüthen von *Pinguicula alpina* festgeklemmt bleiben und, die Befruchtung derselben verhindernd, selbst des Hungertodes sterben [25], oder wenn gewisse *Sphingiden* sich mit den Rüsseln in den engen Blumenröhren von *Hedychium* festklemmen, mit allen Anstrengungen sich nur immer tiefer in dieselben hineinarbeiten und die Blumen zerschlagend selbst elendiglich zu Grunde gehen [27].

Alle die umfassenden Gruppen von Thatsachen, von denen in diesem Kapitel vereinzelte Beispiele angeführt worden sind, stehen, wie leicht ersichtlich, in vollem Einklange mit der Annahme einer aus eigener Kraft fortschreitenden Entwicklung der lebenden Natur, in welcher durch das Erhaltenbleiben des Passendsten und durch rücksichtslose Vernichtung des den obwaltenden Verhältnissen nicht mehr Entsprechenden im steten Wechsel der Zeiten ein Zusammenpassen aller Glieder und damit eine harmonische Gestaltung des Ganzen immer von selbst sich herstellt, sind dagegen unvereinbar mit der Annahme eines vorgefassten Planes, dessen Ausführung von einem (bewussten oder unbewussten) hellsehenden Wesen der Natur von aussen aufgezwungen wird.

Anmerkungen und literarische Nachweise.

1. Charles Darwin, The effects of **cross and self fertilisation** in the vegetable Kingdom. London, John Murray 1876. Charles Darwin, Die Wirkungen der Kreuz- und Selbstbefruchtung im Pflanzenreich. Aus dem Englischen übersetzt von J. Victor Carus. Stuttgart, E. Schweizerbart'sche Verlagshandlung (E. Koch) 1877. (Besprochen Kosmos, Bd. I Hft. 1.)

2. Charles Darwin, On the **origin of species** by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life. London, John Murray. Erste Aufl. 1859. Charles Darwin, Ueber die Entstehung der Arten durch natürliche Zuchtwahl oder die Erhaltung der begünstigten Rassen im Kampfe ums Dasein. Aus dem Englischen übersetzt von H. G. Bronn. — Nach den späteren Ausgaben durchgesehen und berichtigt von J. Victor Carus. Stuttgart, (Schweizerbart).

Unter den zahlreichen auf dieses grundlegende Werk gefolgten Darlegungen der Selectionstheorie empfiehlt sich durch Uebersichtlichkeit der Anordnung und Klarheit der Darstellung: Seidlitz, **Die Darwin'sche Theorie.** Leipzig, W. Engelmann 1875.

Ueber Anwendung der Selectionstheorie auf Blumen ist nachzusehen: H. Müller, **die Befruchtung der Blumen durch Insekten.** Leipzig, W. Engelmann 1873.

3. Die Benennungen **Gymnogamae** und **Angiogamae** scheinen mir treffender zu sein als die von Delpino (Ult. oss. II. p. 3.) gebrauchten *Zoogamae* und *Diamesogamae*. Denn der Ausdruck *Diamesogamae* lässt sich ebenso gut mit »durch ein Mittel hindurch sich Kreuzende« als mit »durch äussere Vermittlung sich Kreuzende« übersetzen und passt daher auf beide Abtheilungen gleich gut. Ueberdies sind die von mir vorgeschlagenen Namen leichter zu behalten, da sie sich an die geläufigen Benennungen *Gymnospermae* und *Angiospermae* anschliessen.

4. Ich habe früher, namentlich in meinem Aufsatze über den Ursprung der Blumen (Kosmos, Bd. II, Hft. I) im Anschlusse an die von Prof. Strasburger (Jenaer Literaturzeitung 1874.

S. 143) ausgesprochene Ansicht **Welwitschia mirabilis** als insektenblüthig betrachtet, bin aber durch DELPINO auf eine Bemerkung HOOKER's (On Welwitschia, a new genus of Gnetaceae, Transact. of the Linn. Soc. vol. XXIV. 1862) aufmerksam geworden, aus welcher mit Bestimmtheit hervorzugehen scheint, dass sie dieselbe Befruchtungsweise, durch Vermittlung eines Pollen aufsammelnden Tropfens, hat, wie unsere Nadelhölzer. HOOKER sagt nämlich dort, dass er in dem Hohlraume zwischen dem Gipfel des Knospenkerns und dem griffelartig verlängerten Integument mehr als 40 Pollenkörner fand! (DELPINO, Ulteriori osservazioni II p. 30.)

5. Ob die schützende Umhüllung des Knospenkernes der Archispermen der Knospenhülle (Integument) oder dem Fruchtknoten der Metaspermen entspricht, ist eine noch offene Frage.

6. **Thomas Belt, The naturalist in Nicaragua.** London, Murray 1874; eine reiche Fundgrube prächtiger Beobachtungen und glücklicher Deutungen biologischer Erscheinungen der Tropenwelt.

7. Nach brieflichen Mittheilungen meines Bruders FRITZ MÜLLER (Blumenau, Prov. St. Catharina, Südbrasilien).

8. **Angraecum sesquipedale,** eine Orchidee Madagaskars, hat bis $11^1/_2$ Zoll lange Nektarien, die nur in den untersten 1 bis $1^1/_2$ Zoll mit Nektar gefüllt werden, also auf Schwärmerrüssel von dieser Länge schliessen lassen [18]. Mein Bruder FRITZ MÜLLER fing in Südbrasilien wirklich einen Schwärmer mit 10—11 Zoll langem Rüssel, der mir von Dr. STAUDINGER als *Macrosilia Cluentius Cr.* bestimmt wurde. Eine 7 mal vergrösserte Abbildung dieses Rüssels habe ich in der Nature 1873. p. 223 veröffentlicht.

9. H. MÜLLER, **Wie hat die Honigbiene ihre geistige Befähigung erlangt?** (Eichstädter Bienenzeitung 1875, Nr. 12 u. 13. 14. 1876. Nr. 2, 10 u. 11, 14.)

10. H. MÜLLER, **Anwendung der Darwin'schen Lehre auf Bienen** (Verhandl. des naturh. Vereins für pr. Rheinlande und Westfalen. 1872.)

11. CHRISTIAN CONRAD SPRENGEL war der Erste, der die Bedeutung der Blumeneigenthümlichkeiten für das Leben der Pflanzen enträthselte; nur blieb ihm der Vortheil der Kreuzung verborgen. In seinem 1793 in Berlin erschienenen Werke: »**Das entdeckte Geheimniss der Natur** im Baue und der Befruchtung der Blumen« sind an mehreren hundert Blumen die Einzelheiten der Färbung, Geruch, Absonderung, Bergung und Schützung des Honigs und die mannigfachsten Eigenthümlichkeiten des Baues und Entwicklungsganges der Blumen als auf Anlockung von Insekten und Befruchtung der Blumen durch dieselben bezüglich nachgewiesen. Dieses durch eine Fülle sorgfältiger Beobachtungen und scharfsinniger Deutungen ausgezeichnete Werk blieb indess fast unbeachtet, bis DARWIN 1863 durch sein Orchideenwerk [18] es aus der Vergessenheit zog.

Dass die von mir citirte Stelle des SPRENGEL'schen Werkes sich nur auf *Dasypoda* beziehen kann, ergiebt sich aus der Beschreibung der Biene S. 370.

12. So verdienstlich Dr. O. J. B. WOLFF's Arbeit: »**Das Riechorgan der Biene**« in Bezug auf genaue Zergliederung des Saugapparates der Honigbiene ist, so gründlich scheint sie mir ihr eigentliches Ziel, das **Riechorgan** der Biene klarzulegen, verfehlt zu haben, und die biologischen Gründe, welche ich in meinem Aufsatze »Anwendung der DARWIN'schen Lehre auf Bienen« zu Gunsten der Fühler als Sitz des Riechorganes der Biene geltend gemacht habe, bleiben durch dieselbe unberührt. Bei dem hohen Interesse, welches eine klare Auseinanderlegung der Vorzüge und Schwächen des WOLFF'schen Werkes für weitere Kreise haben wird, trage ich kein Bedenken, eine Beurtheilung desselben hier mitzutheilen, die mir von sachkundigster Seite brieflich zugegangen ist.

Sie lautet: »Was sagst Du zu WOLFF's Riechorgan der Biene?« Es ist ein ganz wunderliches Buch. Der beschreibende Theil ist prächtig und macht den Eindruck unbedingter Zuverlässigkeit. Ich habe daraus Vieles gelernt, und zwar Dinge, die mir gewiss bei eigenen Arbeiten nützlich sein werden. Die vergleichend anatomischen Betrachtungen, die wahrhaft vorsündfluthlich nicht nur aus vor-DARWIN'scher, sondern aus vor-CUVIER'scher Zeit zu stammen scheinen, finde ich hochkomisch und gerade zu unter aller Kritik. Wer hätte es für möglich halten sollen, dass Jemand 1874 im Ernst den Versuch machen könnte, die Knochen des menschlichen Kopfes am Kopfe der Biene wieder zu finden? — Nicht viel besser scheint es mir mit den physiologischen Erörterungen bestellt. Schon der Anfang verspricht nichts Gutes. Den Satz von SCHÖNFELD kann man wol einem Landpastor in einem Bienenbuche hingehen lassen, aber

eine Arbeit in den Verhandlungen einer deutschen Akademie der Naturforscher sollte doch nicht ein solches *testimonium ignorantiae* an der Spitze tragen dürfen. —

Und wie spasshaft ist die hochwissenschaftliche Miene, mit der WOLFF bis auf die Bewegungen der Atome zurückgreift und dabei fortwährend in unbefangenster und offenbar unbewusstester Weise moleculare und molare Bewegungen verwechselt und durcheinander würfelt! — Dann wieder der Riechschleim, in welchem er selbst seine Entdeckung gipfeln lässt und der mir gerade einen der Hauptgründe gegen die Richtigkeit seiner Deutung zu liefern scheint. Die Riechhaut von einem riechenden Schleime feucht gehalten! Es ist als wollte man die Geschmackswärzchen beständig von Galle überrieseln lassen, oder akustische Versuche in einer Schmiedewerkstatt anstellen. — Eine unabweisbare Folge der WOLFF'schen Hypothese wäre, dass der Duft des Riechschleimes selbst von der Biene nicht gerochen würde, dass sie also ihre den gleichen Riechschleim aussondernden Volks- und Artgenossen, wenigstens an diesem Geruche nicht erkennen könnte, obwol derselbe bei einigen Arten (z. B. *Megacilissa*) so stark ist, dass selbst wir ihn klafterweit riechen und dass ich ihn dieser Tage noch sehr deutlich wahrnahm an einer *Megacilissa*, die ein Vierteljahr in Weingeist gelegen hatte. — Dass Ameisen von ihren Genossen betretene Wege durch den Geruch aufspüren, steht ausser Frage, dass sie dabei aber nicht das Maul aufsperren, wie sie nach WOLFF müssten, sondern lebhaft die Fühler bewegen, kann, wer will, jeden Tag sehen. — Gründet sich die oft wiederholte Behauptung, dass *Apis mellifica* unter allen Insekten den schärfsten Geruch habe, auf bestimmte Versuche oder Beobachtungen? Jedenfalls hat sie einen in ästhetischer Beziehung sehr wenig ausgebildeten Geruchssinn; sie geht an fast alle Blumen, ohne Wahl, während z. B. die Jaty *(Trigona Jaty)* nur die feinsten Düfte (Rosen, Orangen u. drgl.) sich auswählt, und das dürfte denn doch auch mit der Schärfe des Geruchs in einiger Beziehung stehen. — Doch es wäre ein Buch zu schreiben, um alle Bedenken gegen WOLFF's »Beweise« darzulegen. Das Allereinzige im ganzen Buche, was zu Gunsten seiner Ansicht sprechen würde, falls es sich bestätigt, wäre der mitgetheilte Versuch von HUBER mit dem Verkleben des Mundes. — Du siehst, ich bin durch WOLFF nicht bekehrt und nicht irre gemacht worden in der Annahme, dass die Fühler der Sitz des Geruches sind, bei den Insekten so gut wie bei den Krebsen.«

13. DR. ED. STRASBURGER, Die Bestäubung der *Coniferen* (Jen. Zeitschr. VI Bd. 2 Hft. 1871. S. 249—261) sagt: »die schönrothe Färbung vieler *Abietinen*blüthen erreicht ihren Culminationspunkt zur Zeit der Bestäubung; gleichwol kann sie weder als Anpassung an besuchende Insekten entstanden, noch von Vorfahren ererbt sein, bei denen sie auf diese Weise entstanden ist; sie ist also als eine Correlativ-Erscheinung aufzufassen, welche durch die erhöhten Lebensprocesse zur Blüthezeit secundär hervorgerufen in dem Maasse wieder schwindet als die Intensität der Entwicklung am Zapfen abnimmt. In ähnlicher Weise kann man sich die Färbung der Blüthenhüllen bei *Angiospermen* entstanden denken.«

14. H. MÜLLER, Ueber den Ursprung der Blumen. Kosmos, Jahrgang I. Heft 2.

15. FRITZ MÜLLER, Ueber die Befruchtung der *Martha (Posoqueria?) fragrans* (Bot. Zeitung 1866. Nr. 17. S. 129. Taf. VI.)

16. Reizend schildert von seinem teleologischen Standpunkte aus die Befruchtungseinrichtung dieser Blume CHRIST. CONR. SPRENGEL (das entdeckte Geheimniss S. 409. 410):

»Gleichwie ein geschickter Brettspieler es so zu veranstalten weiss, dass sein minder geübter Gegner irgend einen das Spiel entscheidenden Stein mit eigener Hand, jedoch ohne es zu wissen, und zu wollen, nach und nach gerade dahin ziehen muss, wohin er denselben gezogen wissen will, und der Gegner, wenn nun sein Stein richtig an dem Orte seiner Bestimmung angekommen ist, weil er zwar die nahe Gefahr gewahr wird, aber nicht einmal eine Ahnung davon hat, dass jener hieran Schuld sei, nach einem kurzen Staunen voll Verwunderung ausruft: Wie in aller Welt ist es zugegangen, dass ich den Stein hierher gezogen habe? bei welcher Ausrufung denn jener zwar ein inniges Vergnügen empfindet, jedoch, obgleich dieselbe auch als eine Frage angesehen werden kann, ein geheimnissvolles Stillschweigen beobachtet: ebenso besteht die bewunderungswürdige Kunst, welche die an Erfindungen unerschöpfliche Natur in der Structur dieser Blume bewiesen hat, vornehmlich darin, dass alles so veranstaltet und eingerichtet ist, dass das Insekt, bloss auf sein Vergnügen bedacht, und nichts wissend von der Absicht, zu deren

Beförderung es von seinem Schöpfer bestimmt ist, zuletzt immer mit dem Kopfe entweder gerade an die Staubkölbchen, wenn die Blume dieselben noch hat, oder, wenn dieselben schon von einem anderen Insekte abgeholt worden sind, gerade an das Stigma gerathen muss.«

17. Dass Bienen mit ihren zusammengelegten Kieferladen zartes Blumengewebe durchbohren, habe ich nicht einmal, sondern hundertmale beobachtet, am häufigsten in der Ebene an *Bombus terrestris L.*, in den Alpen sowol an dieser als, und zwar noch häufiger, an *B. mastrucatus Gerst.* Auch die Honigbiene habe ich in derselben Thätigkeit beobachtet, unter andern auch die innere Spornwand von *Orchis maculata* dicht vor meinen Augen mehrmals nach einander mit den zusammengelegten Kieferladen anbohrend. (H. MÜLLER, Befruchtung S. 85.) Aehnliche Beobachtungen hat mein Bruder FRITZ MÜLLER in Brasilien gemacht. »Unter unseren Bienen,« schreibt mir derselbe, »zeigen eine besondere Neigung, sich des Honigs durch Einbruch zu bemächtigen, *Trigona ruficrus* und *Xylocopa artifex;* erstere beisst Löcher, letztere durchsticht die Blumenröhren mit den Maxillarladen.«

Wenn daher Dr. WOLFF (**Das Riechorgan der Biene** S. 233) es aus dem Baue der Maxillen als unmöglich zu erweisen sucht, dass Bienen mit ihren Kieferladenspitzen je in zartes Blumenzellengewebe eindringen könnten und meine directe Beobachtung darauf hin eine **»irrige Vermuthung«** nennt, so stellt er damit den wirklichen Thatbestand gerade zu auf den Kopf. Seine eigene »irrige Vermuthung« gilt ihm als feststehende Thatsache, von welcher aus er die hundertfältige Beobachtung einer alltäglichen Thatsache als »irrige Vermuthung« verurtheilt.

Nicht minder komisch ist der Seitenhieb, den er bei dieser Gelegenheit den Darwinianern versetzen zu können glaubt, indem er an seinen verunglückten Unmöglichkeitsbeweis die Bemerkung knüpft: **»Man sieht sich nur zu oft genöthigt, darauf aufmerksam zu machen, dass nicht wenige Thatsachen, auf welche sich manche Anhänger der Darwin'schen Lehre berufen, bei Lichte betrachtet falsch sind und eher das Gegentheil beweisen.«** Denn da aus dem Bohrgebrauch der Kieferladen eine Schlussfolgerung zu Gunsten der Selectionstheorie noch von Niemandem gezogen worden ist, so würde diese Bemerkung, selbst wenn sie sich nicht bloss auf eine »irrige Vermuthung« stützte, doch gar keinen Anhänger der DARWIN'schen Lehre treffen, sondern ein Schlag in die Luft sein.

18. CHARLES DARWIN, The various contrivances by which **Orchids** are fertilised by Insects. II. edition. London, 1877. CHARLES DARWIN, Die verschiedenen Einrichtungen, durch welche **Orchideen** von Insekten befruchtet werden. Aus dem Englischen übersetzt von J. VICTOR CARUS. Stuttgart, (Schweizerbart) 1877.

19. KERNER, **Schutzmittel der Blüthen gegen unberufene Gäste.** Wien, W. Braumüller 1876.

20. In dem bereits (in Anm. 11.) erwähnten Werke versucht CHRIST. CONR. SPRENGEL an mehreren hundert Beispielen nachzuweisen, dass bei allen denen Blumen, welche wirklich Saft absondern, folgende fünf Stücke bemerkt werden müssen: 1. Die **Saftdrüse,** d. i. derjenige Theil einer Saftblume, welcher den Saft bereitet und absondert. 2. Der **Safthalter** d. h. derjenige Theil einer Saftblume, welcher den von der Saftdrüse abgesonderten Saft empfängt und enthält. 3. Beschützung des Saftes vor dem Regen, die **Saftdecke.** 4. Veranstaltungen, dass die Insekten den Saft der Saftblumen leicht finden können, Krone, Geruch, **Saftmaal.** 5. Befruchtung der Saftblumen durch die Insekten.« (Entdecktes Geheimniss, Einleitung S. 9—17.)

21. A. KERNER (**Die Schutzmittel des Pollens.** Innsbruck 1873.) überschätzt die Allgemeinheit und Wichtigkeit des Pollenschutzes sehr bedeutend, wenn er die gesammte Blumenform und die Stellung und Lageänderung aller ihrer Theile der Hauptsache nach nur als Schutzmittel des Pollens deutet.

22. FRITZ MÜLLER, Ueber Haarpinsel, Filzflecke und ähnliche Gebilde auf den Flügeln männlicher Schmetterlinge. Jen. Zeitschrift, Bd. XI. N. F. IV. 1. S. 99—114. FRITZ MÜLLER, Die Duftschuppen der männlichen Maracujafalter. Kosmos, Bd. I. Hft. 5. S. 391. FRITZ MÜLLER, Die Duftschuppen des Männchens von *Dione Vanillae.* Daselbst Bd. I. Hft. 7. S. 38. FRITZ MÜLLER, Wo hat der Moschusduft seinen Sitz? Daselbst Bd. II. Hft. 1. S. 84. FRITZ MÜLLER, Blumen der Luft. Daselbst Bd. II. Hft. 2. S. 187.

23. H. MÜLLER, **Die Befruchtung der Blumen durch Insekten** und die gegenseitigen Anpassungen beider. Ein Beitrag zur Erkenntniss des ursächlichen Zusammenhanges in der organischen Natur. Mit 152 Abbildungen in Holzschnitt. Leipzig. Wilh. Engelmann. 1873.

24. H. MÜLLER, Fertilisation of flowers by Insects, Nature, Vol. XI—XV. *Daphne striata* Vol. XI. p. 110. *Gymnadenia odoratissima* u. *Nigritella*. Vol. XI. p. 170. *Lilium Martagon*. XII. p. 150. *Hesperis tristis*. XII. p. 190. *Lilium bulbiferum*. XIII. 291. *Hedychium*. XIV. 173. *Gentiana*. XV. 317. 473. *Rhinanthus*. XI. 110. XIII. 210. *Primula*. XI. 110. XIII. 210. *Viola tricolor*. XIII. 289.

25. H. MÜLLER, Die Insekten als unbewusste Blumenzüchter. Kosmos Bd. III. Hft. 4—6.

26. In meinem unter [23] angeführten Buche S. 82 ist *Orchis (Anacamptis) pyramidalis* irrthümlich als freien Honig absondernd angeführt.

27. FRITZ MÜLLER, **In Blumen gefangene Schwärmer** (Kosmos, Bd. II. Hft. 2. S. 178.)

28. Die Befruchtung der Feigen *(Ficus)* durch Gallwespen und die gegenseitige vollständige Abhängigkeit beider von einander ist am Schlusse des 19. Kapitels besprochen.

29. ALFRED H. WALLACE, On the peculiar relations of plants and insects as exhibited in islands (Nature, No. 358, p. 406—408.)

30. Man vergleiche: H. MÜLLER, Das Variiren der Grösse gefärbter Blüthenhüllen und sein Einfluss auf die Naturzüchtung der Blumen. Kosmos, I. Jahrgang, Hft. 7 u. 8.; vorzüglich aber:

31. CHARLES DARWIN, The different forms of flowers on plants of the same species. London, Murray. 1877. CHARLES DARWIN, Die verschiedenen Blüthenformen an Pflanzen der nämlichen Art. Aus dem Englischen übersetzt von J. VICTOR CARUS. Stuttgart, E. Schweizerbart'sche Verlagshandlung (E. Koch.) 1877.

32. BATES, Der Naturforscher am Amazonenstrom. Aus dem Englischen. Leipzig, Dyk'sche Buchhandlung. 1866. S. 98.

33. H. MÜLLER, Verkümmerung aller Staubgefässe einer Blüthe in 4 aufeinander folgenden Perioden. Nature, Vol. XVI. p. 507. Auszugsweise Kosmos, Jahrgang I. Heft. 11.

34. Einer unserer kenntnissreichsten Entomologen, dessen Namen ich nicht nenne, weil die für seinen teleologischen Standpunkt sehr bezeichnende Aeusserung, welche ich sogleich mittheilen will, in einem Privatbriefe steht, ist in seinem Verständnisse der Bienenentwicklung an diesem Punkte gescheitert. Er schreibt mir in Bezug auf meinen Aufsatz: »Anwendung der DARWIN'schen Lehre auf Bienen« [10]: »Ich will zugeben, dass die Annahme, die *Apiarien* sich als aus den Grabwespen entstanden zu denken, Manches für sich hat. Für mich hat diese Ansicht **nur ein** und zwar, wie ich glaube, ein sehr wichtiges Bedenken. Für mich liegt es nämlich, wenn ich Hypothesen machen will, zunächst, dass die Schmarotzerbienen das Pollen-Sammeln aufgegeben, wenn man will, verlernt haben, d. h. ursprünglich Sammelbienen gewesen sind. Die Aehnlichkeit, ja man kann sagen, die Uebereinstimmung gewisser *Bombus* und *Psithyrus* legt dies wenigstens sehr nahe. Nun würde die Natur doch gewiss einen unbegreiflichen Umweg gemacht, ja sich selbst sogar in den Schwanz gebissen haben, wenn sie erst aus den Grabwespen Sammelbienen entstehen liess, um diese nachher wieder zu Nichtsammlern werden zu lassen.«

Diese Aeusserung ist in doppelter Beziehung lehrreich. Einerseits zeigt sie, wie unmöglich es ist, von der Voraussetzung eines vorgefassten Schöpfungsplanes aus, selbst mit der umfassendsten Thatsachenkenntniss, einen natürlichen Entwicklungsvorgang sich verständlich zu machen, welcher eine rückläufige Anpassung in sich schliesst. Andererseits ist sie die glänzendste Vertheidigung der in Bezug auf den Ursprung der Bienen aufgestellten Ansicht, welche sie bekämpfen will.

35. E. HAECKEL, Natürliche Schöpfungsgeschichte. Vierte Auflage S. 168. Taf. I.

36. Mein Bruder FRITZ MÜLLER schreibt mir am 24. Mai 1874: »Die blaue *Euglossa (E. coerulea nobis)* lebt nicht gesellig sondern paarweise. In einem Pfosten von A.'s Küche befindet sich ein wagerechtes Loch (vom früheren Besitzer, ich weiss nicht wozu, gebohrt), etwa 35 mm. im Durchmesser, 80—90 mm. tief; hier waren seit einiger Zeit zwei blaue *Euglossa* aus und eingeflogen. Die Tiefe dieses Raumes war durch eine dünne quere Wand aus weichem, wachsähnlichem, schwärzlichem Stoffe abgeschlossen, und hinter der Wand befanden sich einige Zellen,

von denen ich zwei unversehrt heraus bekam; sie bestanden aus demselben Stoffe wie die Wand, waren walzenförmig mit halbkugelig gewölbten Enden, in einer Ebene zusammenstossend, 12 mm. hoch bei 6 mm. Durchmesser. Ihr Inhalt war eine dicke süsse Latwerge aus Honig und Blüthenstaub; in einer Zelle fand sich eine Made. — Als ich bei Tagesanbruch (12. Mai) den Bau untersuchte, war eine einzelne Biene darin anwesend, wurde aber nicht gefangen.«

37. DELPINO, Ulteriori osservazioni sulla dicogamia nel regno vegetale. Parte II. p. 239. 240.

38. TRANSACT. St. Louis Acad. Science, 1873. p. 55—64, p. 178—180, American Naturalist. Vol. VII. Oct. 1873, p. 1—4. RILEY's Beobachtungen müssten, trotz ihrer Genauigkeit, wiederholt werden, da aus ihnen nicht hervorgeht, ob und wie die *Jucca*motte Kreuzung getrennter Stöcke vermittelt.

39. In Bezug auf Dompfaffen und Schlüsselblumen vgl. Nature, vol. IX. p. 482. 509. vol. X. p. 6. 24. Vol. XIII. p. 427; in Bezug auf *Crocus* abbeissende Sperlinge Nature, Vol. XV. p. 530. Vol. XVI. p. 8. 41. 84. 163.

40. Zuerst auf diese Art von Farbenwechsel bei *Ribes aureum* und mehreren anderen Blumen aufmerksam gemacht und die richtige Erklärung derselben hat F. DELPINO gegeben. (Ulteriori osservazioni sulla dicogamia nel regno vegetale Parte II, fascic. II. p. 28.)

41. Nature, Vol. IX. p. 423. 460. 484. X. p. 5.

42. Nature, Vol. XVII. p. 78.

43. Sehr schön zur gleichzeitigen Demonstration für einen grösseren Zuhörerkreis dargestellt ist der Blüthenmechanismus des Salbei auf einer der colorirten Wandtafeln des **anatomisch-physiologischen Atlas der Botanik von** DR. ARNOLD DODEL-PORT (Verlag von I. F. Schreiber in Esslingen).

44. DELPINO, Ulteriori osservazioni Parte II, fasc. II p. 316.

45. CHARLES DARWIN, Insectivorus plants. London, John Murray 1875. CHARLES DARWIN, Insektenfressende Pflanzen. Aus dem Englischen übersetzt von J. VICTOR CARUS. Stuttgart. E. Schweizerbart'sche Verlagshandlung (E. Koch). 1876.

46. Nach OTTO KUNTZE's Hypothese (die Schutzmittel der Pflanzen gegen Thiere und Wetterungunst und die Frage vom salzfreien Urmeer. Leipzig, Arthur Felix 1877) war das Urmeer salzfrei; zur Zeit der Steinkohlenformation bedeckten Wälder von Farnkräutern, Sigillarien, Lepidodendren etc. den salzfreien Ocean; auch die *Coniferen* bildeten ursprünglich auf dem Ocean schwimmende Wälder. — Der Uebergang von der Kreuzung durch selbstbewegliche Spermazellen zur Windblüthigkeit müsste nach dieser Hypothese bei auf dem Wasser schwimmenden Pflanzen erfolgt sein! Das verträgt sich wol kaum mit der in den heutigen Stockpflanzen uns sich darstellenden Thatsache, dass die ursprüngliche Art der Kreuzungsvermittlung durch selbstbewegliche Spermazellen auch nach dem Uebergange auf das trockne Land von den Pflanzen mit grösster Zähigkeit festgehalten worden ist, so lange zeitweise Ueberrieselung ihnen nur irgend die Möglichkeit dieser Kreuzungsart gewährt hat! Ein nicht minder naheliegendes und gewichtiges Bedenken gegen die KUNTZE'sche Hypothese wird im Kosmos (Jahrgang II. Hft. 7. S. 38 Anm.) geäussert.

Gegen meine Beurtheilung seiner oben genannten Schrift in der Jenaer Literaturzeitung (1878. No. 8) hat O. K. in einer Gratisbeilage zur botanischen Zeitung (»Zur Abwehr«) energischen Protest erhoben. Ich kann indess in seinen Einwendungen gegen meine Beurtheilung nur einen neuen Beweis dafür erblicken, dass O. K. gar keine Ahnung davon hat, was er nicht weiss und welchen Fragen er sich also fern halten sollte. In Bezug auf Befruchtungsverhältnisse wird dies aus dem einfachen Vergleich meiner Beurtheilung und der KUNTZE'schen Einwendungen gegen dieselbe für jeden Sachkundigen hinlänglich klar hervorgehen und keines Wortes mehr bedürfen. Dass dasselbe aber auch in Bezug auf den zweiten Theil seiner Arbeit gilt, dafür als Beleg hier kurz Folgendes: O. K. unternimmt, die KANT'sche kosmogonische Hypothese auszubauen und zu verbessern, während ihm die elementarsten zu deren Verständniss nöthigen mathematischen und physikalischen Begriffe fehlen (z. B. S. 105 »Mir sind planetar rotirende, feuerflüssige Himmelskörper undenkbar« und das Folgende, — besonders aber die Ungeheuerlichkeiten der Anmerkung auf S. 107). — Und nun gar (S. 136) die Fische des hohen Meeres, die »von Zeit zu Zeit Luft athmen müssen.«

Die insektenfressenden Pflanzen.

Von

Dr. Oscar Drude.

Einleitung.

In neuester Zeit hat die sich immer reicher ausgliedernde botanische Wissenschaft ein neues, eng umgrenztes Specialgebiet bekommen; trotz der wenigen Jahre, während welcher man dieses Gebiet erforschte, ist schon jetzt eine bedeutende Arbeitskraft darauf verwendet, und man darf dreist behaupten, dass Arbeiten selten so reich von Interesse und Erfolg gewesen sind, als gerade diese. Ist doch die Kunde davon weit hinaus auch in nicht botanische Kreise gedrungen und hat dort vielfach die grösste Verwunderung erregt, weil Eigenschaften von gewissen Pflanzen an das Tageslicht gezogen wurden, welche sich mit den herkömmlichen Anschauungen von dem Leben der Gewächse nicht zu vertragen schienen.

»Insektivoren« oder »insektenfressende Pflanzen« hat man eine im Vergleich mit der Zahl überhaupt bekannter Vegetabilien geringe Anzahl von zu verschiedenen Familien des Phanerogamenreichs gehörenden Gewächsen genannt, welche die Fähigkeit besitzen, mit ihren zu diesem Zweck besonders organisirten Blättern Insekten zu fangen, festzuhalten, zu tödten und sie dann, löslich gemacht, für sich als Nahrung zu verwerthen; spätere Experimente haben nun gezeigt, dass die Fangeinrichtungen und die Fähigkeit, organisirte Substanzen als Nahrung in sich aufzunehmen, zwei ganz verschiedene Dinge hierbei sind, wenngleich sie sich an denselben Blättern vollziehen; indem man nun den letzteren Punkt in den Vordergrund stellt, nennt man diese Pflanzen auch häufig »Fleischfresser« »*Carnivoren*«, und die beste Bezeichnung möchte wohl »fleischverdauende Pflanzen« sein. Denn es ist von vorn herein darauf aufmerksam zu machen, dass alle die Pflanzen von dem Kreis unserer Betrachtung ausgeschlossen sind, an deren Organen durch Zufall Insekten und andere kleine Thiere festgehalten werden, ohne dass die Leiber der auf diese Weise getödteten Wesen den fangenden Pflanzen zu Gute kämen; wir beobachten dies oft genug an mit klebrigen Drüsen ausgerüsteten Pflanzen, aber diese Fangweise ist bis zum Beweise ihrer Nützlichkeit und dann gleichsam ihrer Beabsichtigung als rein zufällig anzusehen und von Ernährungstendenz verfolgenden Fangvorrichtungen scharf zu sondern.

Schon aus dem bisher Gesagten wird deutlich hervorgehen, dass das Kapitel über insektenfressende Pflanzen im wesentlichen dem Gesichtspunkte botanischer Physiologie unterzuordnen ist; allein die zur Herbeischaffung animalischer Nahrung dienenden Organe haben so viel Eigenthümliches, dass die Morphologie ihnen schon seit langer Zeit eine besondere Aufmerksamkeit schenkte; auch wir werden

daher diesem Gesichtspunkte eine ausgedehnte Tragweite beizulegen haben. Endlich drängen sich bei dieser separaten Behandlung der Insektivoren einem Jeden naturgemäss die Fragen auf, welchen natürlichen Familien dieselben angehören, und in welchen Florengebieten unserer Erde und an welchen Localitäten dort dieselben aufzufinden seien; so sind also auch die beiden letzten Gesichtspunkte, die die wissenschaftliche Botanik besitzt, Systematik und Geographie, mit in unsere Betrachtungen hineingezogen und machen es wünschenswerth, dass die insektenfressenden Pflanzen eben an besonderer Stelle monographisch abgehandelt werden. —

Historische Entwicklung der Idee. Literaturangabe.

Es ist um so interessanter, die Entwicklung der Anschauungen, welche jetzt die Eigenschaften der Carnivoren zu einer anerkannten naturhistorischen Wahrheit gemacht haben, in ihrem historischen Hergange zu verfolgen, als gerade sie ein deutliches Beispiel dafür ist, wie nicht selten wichtige, von guten Beobachtern angegebene Thatsachen nicht allein unbeachtet bleiben, sondern sogar fälschlich verurtheilt und unter dem Dominiren anderer Ideen mit Absicht unterdrückt werden, bis endlich neue Beobachter die schon in der wissenschaftlichen Literatur vorhandenen Ergebnisse älterer Zeit gleichsam von neuem entdecken, und es ihnen dann gelingt, bei fortgeschritteneren Beobachtungsmethoden ihren Entdeckungen zum Siege zu verhelfen und die fast vergessenen Beobachter alter Zeit nun erst zur Anerkennung zu bringen. Erst seit wenigen Jahren weiss man, dass die insektenfressenden Pflanzen in voller Wahrheit diesen Namen verdienen; und dennoch datiren die ersten, fast in allen Einzelheiten richtigen Beobachtungen darüber mehr als ein Jahrhundert zurück, in jene Zeit der Botanik, wo der leuchtende Systematiker Schwedens als Heros seiner Wissenschaft das Chaos von Pflanzen und ihren Beschreibungen in jene enge Bahnen seines künstlichen Systems zwängte, welches als Abschluss der älteren Epoche der Botanik zugleich den sich alsbald vollziehenden Revolutionen und den neu und frei sich entwickelnden Ideen als Ausgangspunkt dienen konnte und musste. Im Jahre 1765 bekam der seiner Zeit wohl bekannte englische Naturforscher ELLIS aus Philadelphia das erste Exemplar der von ihm benannten und jetzt so ungemein populär gewordenen *Dionaea* zugeschickt, dem alsbald lebende Pflanzen nachfolgten; an ihnen stellte er die nächsten Jahre darauf die ersten Fundamentalexperimente über das Fangen und Tödten von Insekten mittelst ihrer zusammenklappenden Blätter an, und schickte 1768 darüber seinen Bericht an LINNÉ, der die Pflanze als D. muscipula seinem Systeme einrangirte [JOH. ELLIS, De Dionaea muscipula; epistola ad Car. a LINNÉ, übersetzt und herausgegeben von DAN. SCHREBER, Erlangen 1771]. Und nur kurze Zeit darauf fanden die nämlichen Fundamentalexperimente an doppelter Stelle mit der jetzt in ihren insektivoren Eigenschaften am genauesten untersuchten *Drosera* statt; der bremische Mediciner ROTH fand auf einer botanischen Excursion im Jahre 1779 die Blätter dieser Pflanzen vielfach mit gefangenen Insekten behaftet, untersuchte diese Erscheinung an cultivirten Exemplaren genauer und stellte in für jene Zeit gründlichen Untersuchungen die Reizbarkeit ihrer Drüsen, das Fangen und Tödten von Insekten fest, und gab schon damals die Möglichkeit an, dass diese Thatsachen zu ihrer Ernährung beitragen und beabsichtigt sein könnten. [Von der Reizbarkeit des sogenannten Sonnenthaues, Drosera rotundifolia und longifolia. — Beiträge zur Botanik, Th. I. No. IV, p. 60—76; Bremen 1782]. Und fast gleichzeitig wurden dieselben

Untersuchungen in England von WHATELEY angestellt, ohne dass derselbe von den ROTH'schen Experimenten Kenntniss erhalten hätte [DARWIN, Botanik Garden, II. p. 24; London 1780]. Es sollte nun das Vaterland der *Dionaea* durch Beobachtungen an einer ganz anderen Pflanze auch noch eine neue und dritte Art des Fangens von Insekten lehren: die schon vordem vielfach ihrer sonderbar aufgeblasenen, röhrigen Blattstiele wegen von Botanikern besprochene *Sarracenia* wurde von BARTRAM als Insektenfängerin erkannt, und es wurde von ihm festgestellt, dass die in die wassererfüllten Blattstiele hineinfallenden Insekten dort zu Grunde gehen, und diese Blätter als wahre Insektenfallen anzusehen sind [Travels through North and South Carolina, Georgia and Florida; 1791]. Wir können die eben geschilderte Zeit als erste Periode in der hier zu schildernden historischen Entwicklung ansehen, in der von vier Beobachtern festgestellt wurde, dass Insekten von den Blättern gewisser Pflanzen auf dreierlei Weise gefangen und getödtet werden können, nämlich durch deren Zusammenklappen *(Dionaea)*, durch sich einkrümmende und klebrige Drüsen *(Drosera)*, und durch wassererfüllte schlauchförmige Blattstiele *(Sarracenia)*. Zu Anfang der nun folgenden zweiten Periode wurden diese Thatsachen vielfach diskutirt, aber nicht wesentlich gefördert; es herrschte die linnéeische Schule noch, welche nichts weniger gedeihen liess als Experimental-Physiologie; ausser verschiedenen misslungenen Versuchen, die auffallenden Organe der genannten Pflanzen teleologisch zu deuten, haben wir erst mit den Versuchen von MACBRIDE an *Sarracenia variolaris* im Jahre 1815 einen Fortschritt zu bezeichnen, der in gut angestellten Untersuchungen an einer anderen Art der oben genannten Gattung besteht, die aber leider wenig Eindruck hervorriefen [Transactions of the Linnean Society, vol. XII pag. 48—52]. Dieser Fortschritt wurde wesentlich vergrössert durch eine Abhandlung von BURNETT über dieselbe Pflanze im Jahre 1829, nach welcher dem Fangen und Tödten von Insekten das Verdauen derselben zu Ernährungszwecken folgen sollte, und die Funktion der röhrigen Blattstiele direkt mit dem thierischen Magen verglichen wurde [Quarterly Journal of Science and Art, vol. II p. 290]. Während *Drosera* in dieser Zeit ununtersucht blieb, stellte CURTIS in Wilmington (Nord-Carolina) im Jahre 1834 ausgedehnte Untersuchungen über die Reizbarkeit der *Dionaea*-Blätter an und über die Art und Weise, wie die Insekten in ihrer Falle zu Tode kommen, wobei er die ältere Anschauung von der Wirkung der sensitiven Haare wesentlich verbesserte [Boston Journal of Natural History, vol. I p. 123—125]. — Wir können hiermit die zweite Periode abschliessen, in welcher die Physiologie der bislang bekannt gewordenen Insektivoren einige, nicht ganz unbedeutende Verbesserungen erfuhr. Die dritte Periode können wir bezeichnen als die der morphologischen Untersuchung einiger jetzt als Insektivoren bekannter Pflanzen, welche die heutige Kenntniss mit herbeigeführt hat; zu dieser Zeit, wo die Lehre der Pflanzenernährung ihre volle experimentelle Begründung erhielt, mussten die von den sich am leichtesten darbietenden Gesetzen scheinbar so weit abweichenden Anschauungen der an Insektennahrung denkenden Botaniker alter Zeit ignorirt werden, und wir haben daher auch keine neue experimentalphysiologischen Untersuchungen darüber zu citiren. Da aber die Insektivoren vielfach einen eigenthümlichen Aufbau besitzen, so wurden sie aus diesem Grunde Gegenstand der Forschung, ohne dass die Forscher damals an ihre insektenfressenden Eigenschaften dachten. So haben wir hier die Untersuchungen von BENJAMIN über den Bau und die Funktion der Blasen von *Utricularia* zu nennen [Botanische Zeitung VI (1848) pag. 1, 17, 45, 57, 81], welcher

alsbald die von COHN über die merkwürdige *Aldrovanda vesiculosa* folgte [Flora 1850, pag. 673, Taf. 7]; diese letztere Art wurde bald darauf durch CASPARY einer erneuten und sehr eingehenden Untersuchung unterzogen, die mit gleicher Ausführlichkeit seitdem noch nicht wiederholt ist [Botan. Zeitg. XVII (1859) No. 13 sqq, mit Tafel IV, V; und Zweiter Artikel: l. c. XX (1862) No. 24 sqq, Taf. VII). Nun wurde ausserdem *Drosera* morphologisch untersucht; an derselben Stelle erschien die Anatomie ihrer Drüsen in den Abhandlungen von GRÖNLAND [Annales des Sciences naturelles, IVème série, Botan., t. III (1855) pag. 297, pl. 9] und TRÉCUL [l. c. pag. 303, pl. 10], während dann in einer zweijährigen Reihe von auf einander folgenden Untersuchungen NITSCHKE nicht allein die Morphologie und Anatomie der Drüsen und des ganzen Blattes, sondern auch des Stengels und der vegetativen Reproduction von *Drosera rotundifolia* brachte, und diesen morphologischen Thatsachen auch eine Abhandlung über die Reizbarkeit der Blattdrüsen hinzufügte, welche aber nicht viel über die Tragweite der ersten Experimente von ROTH hinausgeht [Botan. Zeitg. XVIII (1860) pag. 57, 65 mit Taf. II; ibid. pag. 229, 237, 245; und XIX (1861) pag. 145, 233, 241, 252 mit Taf. IX]. —

Mit dem Jahre 1860 dürfen wir den Anfang der letzten, vierten Periode festsetzen, weil in ihm CH. DARWIN seine Experimente mit der eben genannten *Drosera* aufnahm, um die physiologische Seite der Reizbarkeit ihrer Drüsen an das Licht zu ziehen. Während sich aus seinen erst fünfzehn Jahre später publicirten Untersuchungen im Kreise seiner Fachgenossen in England allmählich die Idee herausbildete, dass die schon seit hundert Jahren bekannten Einrichtungen den Zweck animalischer Nahrung verfolgten, eröffnete ein Amerikaner CANBY die Reihe der dahin zielenden Publikationen im Jahre 1868 mit Bemerkungen über *Dionaea* [MEEHAN's Gardener's Monthly p. 229—231]; er hatte die seltene Pflanze an dem früher erwähnten Standorte CURTIS' wieder aufgesucht und an mitgenommenen Exemplaren »Fütterungsversuche« angestellt, deren Bezeichnung allein schon damals so abenteuerlich klang, dass auch die 1869 in Deutschland erscheinende Publikation derselben sehr vorsichtig aufgenommen wurde [Oesterreichische Botan. Zeitschr., XIX p. 77—81]. Noch aufmerksamer wurden die Botaniker auf *Dionaea*, als wenige Jahre darauf BURDON SANDERSON in einem Vortrage vor der 'Royal Institution' elektrische Ströme in dem sich auf Berührung zusammenschliessenden Blatte nachwies, welche mit der Thätigkeit thierischer Muskeln in Analogie gebracht wurden [Nature, vol. X pag. 128, 14. Jun. 1874. — Botan. Zeitg. 1874, p. 6]; dies letztere bestritt MUNK in einer ausführlichen Schrift über die »elektrischen und Bewegungs-Erscheinungen im Blatte der *Dionaea*,« welche zugleich eine anatomische Untersuchung des Blattes von KURTZ begleitete [Leipzig 1876], und auch FRAUSTADT veröffentlichte eine Anatomie desselben Blattes [Beiträge zur Biologie der Pflanzen von COHN, Bd. II, Heft 1; Taf. I—III]. — Inzwischen hatte eine amerikanische Dame, Mrs. TREAT in New-Jersey, 1871 die Fütterungsversuche mit gleich gutem Erfolge an *Drosera* ausgeführt und 1873 publicirt [American Naturalist, pg. 705], während STEIN von neuem*) entdeckte, dass auch *Aldrovanda vesiculosa* gleich der *Dionaea* reizbare und zusammenklappende Blätter besässe [19. Versamml. des Botan. Vereins d. Prov. Branden-

*) Das Verdienst der ersten Entdeckung gebührt Augé de Lassus; er stellte fest, dass *Aldrovanda* ihre Blatthälften auf Reiz schliesst, schon im Jahre 1861 [Bulletin de la société bot. de France VIII pag. 522].

burg, Berlin, Octob. 1873. — Botan. Zeitg. 1874, pag. 389], dann WARMING bei einer Schilderung der Schlauchentwicklung der *Utriculariaceen* auch die auf Insektenfang abzielenden Blätter der brasilianischen *Genlisea ornata* hervorhob [Videnskabelige Meddelelser fra den naturhist. Forening i Kjöbenhavn, 1874 pag. 33, tab. 5—7], und endlich MELLICHAMP die Sekretion und Fangvorrichtung von *Sarracenia variolaris* bekannt machte [Mitgetheilt in GARDENER's Chronicle, 27. Juni 1874, pag. 818]. So war nun genug an Material und Vorarbeiten vorhanden, um zum ersten Male eine umfassende Darstellung aller jener Pflanzen vorzunehmen, welche schon damals als »insektenfressend« gelten konnten; und diese unternahm der berühmte englische Botaniker HOOKER in einer Rede vor der zoologisch-botanischen Abtheilung der ‚British Association' zu Belfast am 21. Aug. 1874, in welcher er zugleich seine eigenen Untersuchungen über die Insektivoren *Sarracenia* und *Nepenthes* bekannt machte [Report of the 44. th. meeting of the Brit. Assoc. for the advanc. of science, London 1875; pag. 102—116 der ‚Transactions of the sections']. Einige Bemerkungen bezüglich *Drosera*, welche NORDSTEDT gegen die Fleischnahrung dieser Pflanze erhob [Botaniska Notiser utg. af NORDSTEDT, 1873 pag. 97—102, No. 4], wurden durch die zum gegentheiligen Resultate führenden Experimente von CLARK zurückgewiesen, der die Absorptionsfähigkeit von *Drosera*- und *Pinguicula*-Blättern für Eiweisssubstanzen spectroskopisch nachwies [Journal of Botany, Septbr. 1875]. Aber alle diese Einzeluntersuchungen traten an Ueberzeugungsfähigkeit weit zurück, als nunmehr erst die jahrelang mühsam gesammelten Beobachtungen von CH. DARWIN erschienen [Insectivorous plants, London 1875; 462 SS; Insektenfressende Pflanzen, aus dem Engl. übers. von V. CARUS, Stuttgart 1876]. Dieses Werk haben wir heute als die Hauptquelle der die carnivoren Pflanzen betreffenden Versuche anzusehen, und ihm ist wesentlich der Umschwung der Meinungen zuzuschreiben, welcher nunmehr in botanischen Kreisen stattfand, die sich bis dahin den publicirten Thatsachen gegenüber ziemlich zurückhaltend erwiesen hatten. Dieser Umschwung zeigt sich auch beispielsweise deutlich in der Person des wohl bekannten belgischen Botanikers MORREN, dessen erste Untersuchungen über insektentödtende Processe der *Pinguicula* und *Drosera rotundifolia* im Jahre 1875 [Bulletins de l'Académie roy de Belgique, 2ème sér. XXXIX No. 6, XL No. 7], in denen er sich als Gegner der neuen Theorie darthat, alsbald von neuen Untersuchungen über *Drosera binata* gefolgt wurden [l. c. XL No. 11], in denen er den neuen Anschauungen beitrat; und noch im December desselben Jahres veröffentlichte er eine demgemäss verfasste und in allen Stücken neu ausgearbeitete Theorie der carnivoren und irritablen Pflanzen [l. c. No. 12]. Auch waren inzwischen die wichtigsten Experimente DARWIN's namentlich in Bezug auf ihren chemischen Charakter von REESS und WILL wiederholt worden und als richtig befunden [Botan. Zeitg. 1875, pag. 713—718]. — In den nun noch folgenden Arbeiten machen sich zwei Tendenzen bemerkbar, einmal nämlich, die scheinbare Anomalie der Insektivoren in Bezug auf ihre abweichende Ernährung zu erklären und die Ernährungsphysiologie im ganzen Pflanzenreich darnach umzugestalten, und zweitens die Tendenz, die mit den bisher bekannten Insektivoren angestellten Versuche auch an solchen Pflanzen anzustellen, deren carnivore Eigenschaften bisher zweifelhaft waren, und die Wirkungsweise der bei jeder Pflanze dazu fungirenden Organe in ein helles Licht zu bringen. Der ersteren Tendenz kommt schon die eben angeführte Schrift von MORREN ungemein nach; sie wird aber ausschliesslich verfolgt in einer Abhandlung desselben Verfassers über die pflanzliche Digestion [Bull. de l'Acad.

r. de Belg., 21. Octobre 1876]. Denselben Zweck verfolgen dann die fortgesetzten Beobachtungen über peptonbildende Fermente im Pflanzenreich von GORUP-BESANEZ und WILL [Sitzungsberichte der phys. med. Societät zu Erlangen, 1875—76 pag. 152; Botan. Zeitg. 1875 pag. 713; ibid. 1876 pag. 473], und besonders die Abhandlung PFEFFER's über fleischfressende Pflanzen und Ernährung [Landwirthschaftliche Jahrbücher v. NATHUSIUS, VI (1877) pag. 969—998]. Die zweite Tendenz wird noch in fortgesetzten Beobachtungen von FR. DARWIN an *Drosera* verfolgt [Quarterley Journal of Microscopical Science, vol. XVI pag. 309—319, Taf. 23. 1876. — Journal of the Linnean Society, Bot. vol. XVII, 1878], und von BALFOUR an *Dionaea* [Botanical society of Edinburgh, vol. XII, 2. pag. 334—369, 1876], ferner durch COHN's Untersuchungen über die Funktion der Blasen von *Aldrovanda* und *Utricularia* [Beiträge zur Biologie, vol. I, Hft. 3, pag. 71—89, Taf. I, 1875], und in demselben Jahre durch CANBY, welcher in *Darlingtonia californica* eine neue Insektivore beschrieb [Oesterreich. Botan. Zeitschr. 1875 pag. 287—293]. Nehmen wir nun noch die chemischen Untersuchungen über das Verdauungssecret von *Nepenthes* hinzu, angestellt durch VINES [Journal of Anatomy and Physiology, XI pag. 124—127, 1876], welches in demselben Jahre durch die morphologische Untersuchung der Urnen dieser Gattung ergänzt wurde von FAIVRE [Comptes rendus, Déc. 1876, pag. 1155], so haben wir damit die wichtigere Originalliteratur über insektenfressende Pflanzen erschöpft, aus welcher die hier gegebene Zusammenstellung geschöpft ist. Nur das mag noch erwähnt werden, dass sich ähnliche Zusammenstellungen von verschiedenem Werth in vielen Vorträgen vorfinden, zu deren Thema die merkwürdigen Insektivoren in den letzten Jahren mit Vorliebe gemacht sind; es sei unter diesen nur derjenige von CRAMER genannt, vorzüglich auch aus dem Grunde, weil in ihm noch Originalmittheilungen enthalten sind, die auch wir später verwerthen werden [Ueber die insektenfressenden Pflanzen, Vortrag gehalten in Zürich, 14. Dec. 1876. — 1877]. — Denn aus dem Grunde hat der Verfasser dieser Zusammenstellung eine so ausführliche Literaturangabe vorangestellt, um sich im Verlaufe seiner Darstellung nicht wiederholt unterbrechen zu müssen, und es wird nun genügen, die Namen der Autoren und die Jahreszahl in Klammern in den Text einzuschalten, um das Verdienst der Entdeckung zu würdigen und zugleich die Quelle anzugeben. —

Präcisirung des Themas.

Schon wiederholt ist darauf aufmerksam gemacht, dass bei einer Abhandlung über carnivore Pflanzen zwei verschiedene Untersuchungsreihen neben einander hergehen; die eine beschäftigt sich damit, die zur Ernährungsphysiologie gehörende chemische Frage aufzuklären, auf welche Weise die animalische Substanz von der Pflanze absorbirt und assimilirt werden kann, auch hat sie sich mit der Nothwendigkeit, Brauchbarkeit oder Schädlichkeit dieser Ernährungsweise zu beschäftigen und muss dieselbe mit den von anderen, nicht insektenfangenden Pflanzen abgeleiteten Gesetzen in Einklang zu bringen suchen. Die andere Untersuchungsreihe betrachtet einstweilen die animalische Ernährung als gegeben und liefert nun eine Monographie derjenigen Pflanzen, welche offenbar diese Ernährungsweise besitzen, und schildert die Organe, welche dazu bestimmt sind, das als nützlich vorausgesetzte Fangen von Insekten auf sichere Weise zu vollziehen.

Auch wir wollen diese beiden Untersuchungsreihen trennen, und unter der gemachten Voraussetzung zuerst die zweite derselben behandeln, die wir bezeichnen wollen als:

Specialabhandlung der insektenfressenden Pflanzen.

Tabellarische Zusammenstellung.

Um in möglichster Kürze eine übersichtliche Zusammenstellung aller bisher bekannten Insektivoren zu geben, sind dieselben auf den beigefügten Tabellen nach Gattungen geordnet in systematischer Reihenfolge aufgezählt.

Synopsis der insektenfressenden Pflanzen in systematischer Reihenfolge der Gattungen.

No.	Gattung (Familie).	Geographische Verbreitung.	Arten. Zahl, Namen, Literatur etc.	Fangorgane.
1.	*Drosera* L. [incl. *Sondera* LEHM.] (*Droseraceae.*)	Ueber die ganze Erde mit Ausnahme der hohen arktischen Gegenden und der Inseln des Stillen Oceans. — Sehr häufig in Australien südlich vom Wendekreise und am Cap. — Bewohner von Sumpfboden u. Torfmooren.	ca. 100. (PLANCHON, in den Annales des Sciences natur., sér. III., tom. IX, p. 79 sqq.) *D. rotundifolia* L., „ *intermedia* HAYN, „ *longifolia* L., [incl. *D. obovata* M. & K.], Waldgebiet der nördlich. Hemisphäre. *D. binata Labill.*, Austral.	Langgestielte und sitzende grosse Digestionsdrüsen in concentrischen Reihen auf der Oberseite der Blätter oder dieselben allseitig umstrahlend, die längsten am Rande stehend; Drüsenköpfe klebrig, reichlich secernirend. Die gestielten Drüsen reizbar und sich gegen die Blattoberseite hin scharf einbiegend.
2.	*Drosophyllum* LK. (*Droseraceae.*)	Portugal und Marocco.	1. *D. lusitanicum* LK. (ST. HILAIRE, in den Mém. du Musée, vol. II., p. 124, tab. 4.)	Klebrige Digestionsdrüsen, unbeweglich, sehr stark secernirend, überall an den langen linealischen Blättern zerstreut.
3.	*Aldrovanda* L. (*Droseraceae.*)	Mittel- u. Süd-Europa; Lithauen, Volhynien, Galizien, Deutschland, Alpenländer, Frankreich, Italien. — Bengalen. Queensland.	1. *A. vesiculosa* L. [incl. *A. verticillata* ROXB., Bengalen. — *Varietas austr.* Australien.] (CASPARY, in Botan. Ztg. 1859 u. 1862.)	Reizbare, in der Mittelrippe bewegliche und sich zusammenschliessende Blätter, borstentragend und mit verschiedenen Sternhaaren und Papillen besetzt; Digestionsdrüsen fehlen.
4.	*Dionaea* ELL. (*Droseraceae.*)	Savannen der atlantischen Distrikte von Nord- und Süd-Carolina; Moorbewohner.	1. *D. muscipula* L. (ASA GRAY, Generum Americ. Illustrat., tab. 84, 85.)	Reizbare, in der Mittelrippe sich zusammenschliessende Blätter mit drei sensiblen Borsten auf jedem Blattflügel und randständigem, fest in einandergreifenden Wimperkranz. Digestionsdrüsen napfförmig, zahlreich auf der Blattoberseite, erst auf Reiz secernirend.
5.	*Roridula* L. (*Droseraceae.*)	Süd-Afrika, an feuchten Plätzen in den Berggegenden des Caplandes.	2. *R. dentata* L. „ *Gorgonias* HARV. (HARVEY & SONDER, Flora Capensis, vol. I., p. 79.)	Lange, klebrige, einfache und verzweigte Digestionsdrüsen an den schmal-linealen Blättern.
6.	*Byblis* SALISB. (*Droseraceae.*)	Tropisches und südwestlich-gemässigtes Australien. Bewohner feuchter Gründe.	4. *B. gigantea Lindl.* (ENDLICHER, Icon. gen. plant. tab. 113. BENTHAM, Flora Austral. II., p. 469.)	Sehr kurz gestielte und kleine Digestionsdrüsen, dicht gedrängt an den lang fadenförmigen Blättern.
7.	*Cephalotus* LABILL. (*Cephalotaceae.*)	Westliches Australien, beschränkt auf ein kleines Gebiet bei Albany.	1. *C. follicularis Labill.* (HOOKER, Botan. Magaz. t. 3118, 19. Gartenflora v. REGEL, 1876, p. 216.)	Herabhängende Kannen an gewissen Blättern der dichten Rosette, mit ringförmiger bedeckelter Mündung, innen mit rückwärts gerichteten Haaren ausgekleidet. — Digestionsdrüsen?

No.	Gattung (Familie).	Geographische Verbreitung.	Arten. Zahl, Namen, Literatur etc.	Fangorgane.
8.	*Sarracenia* TOURNF. *(Sarraceniaceae.)*	Vereinigte Staaten von Nordamerika, atlantische Staaten, vorzüglich Virginien. Bewohner von Mooren und Sümpfen.	6. (ASA GRAY, Gener. Amer. Illustrat., tab. 45, 46.) *S. purpurea L.* (Neu-England bis Wisconsin und südlich d. Alleghanies). *S. Drummondii Cr.*	Schlauchförmig oder trompetenförmig aufgeblasene hohle grosse Blattstiele mit kleiner zungenförmiger Lamina, geschlossen oder offen, mit rückwärts gerichteten Haaren, Honigdrüsen und meistens mit Digestionsdrüsen innen ausgekleidet.
9.	*Darrlingtonia* TORR. *(Sarraceniaceae.)*	Brüche in der Sierra Nevada von Californien, in einer Meereshöhe von 6—7000′.	1. *D. californica Torr.* (Smithsonian Contribut. to Knowl., VI, 4 tab. 12.)	Trompetenförmig aufgeblasene hohle und in halber Umdrehung gewundene Blattstiele, an jungen Pflanzen mit offener Mündung nach oben, an älteren mit derselben nach unten gerichtet, und gespaltener kleiner zungenförmiger Lamina. Honigdrüsen, Haare und Digestionsdrüsen wie bei *Sarracenia.*
10.	*Heliamphora* BENTH. *(Sarraceniaceae.)*	Roraima-Bergkette in Venezuela.	1. (BENTHAM in den Transactions of the Linnean Society, v. XVIII, p. 432, tab. 29.)	Aufgeblasene Blattstiele mit aufsitzender Lamina. Näheres unbekannt.
11.	*Nepenthes* L. [incl. *Phyllamphora* LOUR. *(Nepenthaceae.)*	Tropisches Asien, von Ceylon und Bengalen bis Cochinchina, Sunda-Inseln, Philippinen, sehr häufig im Indischen Archipel; Neu-Guinea, Neu-Caledonien; trop. Australien (York). — Seychellen und Madagascar. — In Sumpfterrain wachsend und unter Wasser keimend.	36. *N. destillatoria* L. (Ceylon.) „ *madagascariensis* POIR. „ *ampullaria* JACK. „ *Phyllamphora* WILLD. „ *gracilis* KORTH. Ost-Indien. „ *Kennedyana* F. MÜLL. Cap. York.	Krüge, an dünnem Cirrhus von dem blattartig-breiten Blattstiel hängend als dessen aufrechte metamorphosirte Erweiterung, mit ringförmigem Honigdrüsen tragenden Rande, an dessen einer Seite auf kurzem Stiel die Lamina als Deckel gebildet aufsitzt. Zahlreiche fortwährend secernirende Digestionsdrüsen im unteren Bauchtheile der Krüge.
12.	*Utricularia* L. *(Utriculariaceae* oder *Lentibulariceae.)*	Gewässer und sumpfige Niederungen d. ganzen Erdkreises mit Ausschluss der Polarregionen. — In den Tropen häufiger terrestrische Arten, in gemässigten Breiten schwimmende Wasserpflanzen, wurzellos.	150. *U. vulgaris* L. „ *minor* L. „ *neglecta* LEHM. „ *intermedia* HAYN. (Mittel-Europa.) „ *gibba* GRON. (N.-Amer.) „ *subulata* L. (Nord- u. Süd-Amerika).	Ellipsoïdische oder linsenförmige hohle und lufterfüllte, später mit Wasser sich füllende kleine Schläuche, an den haarförmig verästelten Zweigen als metamorphosirte Blattzipfel entwickelt, mit borstlichen Anhängen und verschlossenem Ventil. Digestionsdrüsen fehlend, mannigfache Haarbildungen im Innern der Schläuche.
13.	*Polypompholyx* LEHM. *(Utriculariaceae).*	Südwestl. Australien.	2. (BENTHAM, Flora Australiensis, vol. IV, p. 532. — F. v. MÜLLER, Plant. Vict. Lithogr. tab. 64.)	Schläuche an den wenigen zwischen der normalen Blattrosette eingestreuten fadenförmigen Blättern, wahrscheinlich von dem Bau der vorigen Gattung.

No.	Gattung. (Familie.)	Geographische Verbreitung.	Arten. Zahl, Namen, Literatur etc.	Fangorgane.
14.	*Genlisea* St. Hil. *(Utriculariac.)*	Tropisches Amerika: 9 Arten in Brasilien, 1 in Cuba. — Tropisches und südliches Afrika (1 Art).	11. *G. ornata* Mart. (Benjamin, in Martius Flora Brasiliensis v. X, p. 252, tab. 21.)	Schläuche an den längeren, fluthenden Blättern, im Innern zwei breite Linien von Secretionsdrüsen unten und zerstreute Drüsen nebst abwärts gerichteten Borsten oben tragend.
15.	*Pinguicula* L. *(Utriculariac.)*	Nördlich gemässigte Zone der Alten und Neuen Welt; einige Arten durch die Andenkette zerstreut und bis zu den antarktischen Regionen hin verbreit. Terrestrische Pflanzen auf feuchtem Sumpfboden.	30. *P. vulgaris* L. } Mittel- und „ *alpina* L. } N.-Europa. „ *lutea* Michx (N.-Amer.)	Digestionsdrüsen als Papillen die ganze Oberseite der Blattlamina bedeckend und durch stete Secretion dieselbe klebrig machend; Blätter breitzungenförmig, gereizt die Ränder einrollend, zu einer der Erde aufsitzenden Rosette zusammengedrängt.
		Zweifelhafte und noch genauer zu untersuchende Insektivoren.		
?	*Dischidia* R. Br. *(Asclepiadeae.)*	Ost-Indien, Malayisch. Archipel, und Tropisches Australien.	24.	Kannen an den fleischigen Blättern, aber nur bei einigen Arten beobachtet.
	Martynia L. *(Pedalineae.)*	Tropisches Amerika, von Monte Video bis zu den südlichen Vereinigten Staaten.	10. (Beal, in den Proceedings of the Amer. Assoc., Salem 1876, part. II, pag. 251.)	Drüsenhaare (Digestionsdrüsen?) auf der Oberfläche der lang gestielten herzförmigen Blätter.
	Elaphoglossum Schott. *Syn. Acrostichum* L. *(Filices.)*	Brasilien.	(1.) *Elaphoglossum glutinosum* Schott. (Spruce, im Journal of Botany, 1876 p. 129 sqq.)	Durch Drüsenhaare klebrige Wedelstiele.
	Anomoclada Sprc. *(Hepaticae.)*	Brasilien.	1. *A. mucosa* Sprc. (Sruce, im Journ. of Bot. 1876 pag. 129, 161, 193, 230 cum tab.)	Schleim absondernde Amphigastrien.
?	*Caltha* L. *(Ranunculac.)* *C. dionaeafolia* Hook.	Feuerland, im südlichen Theile häufig.	(1.) (Hooker, in Flora antarctica, vol. II, p. 229, tab. 84. — Report of the British Association, Belfast 1874; Address t. th. departm. of Zool. & Bot. p. 114.)	Wuchs: dichte Rasen von kleinen herzförmigen zweilappigen Blättern, welche auf der Oberseite einen doppelten Appendix tragen; die zusammenneigenden Ränder jeder Blatthälfte und seines Appendix schliessen durch starke Wimperkränze wie bei *Dionaea* fest zusammen. — Drüsen nicht angegeben; wohl aber eine »*lamina papillosa*«.

Es ist unter dem Gattungsnamen auch der der Familie angeführt, dann ihr Wohngebiet in einer zweiten Columne; die dritte enthält dann zunächst die Gesammtzahl von bekannten Arten jeder Gattung, die allerdings je nach Auffassung der specifischen Abgrenzung etwas verschieden ausfällt; in derselben Columne steht die einzige oder mehrere der wichtigsten und zu den Experimenten am meisten benutzten Species namentlich angeführt, und es ist nicht selten eine Literaturangabe beigefügt, welche gute Beschreibungen und namentlich Abbil-

dungen der genannten Pflanzen liefert, auch ist bei den aus grösseren Gattungen angeführten Arten deren specielles Vaterland gleichfalls angegeben; in der vierten Columne endlich ist eine kurze Angabe über die zum Insektenfang dienenden Organe enthalten. — Vernachlässigen wir die zum Schluss angeführten zweifelhaften Insektivoren, deren Zahl sich allmählich noch um so mehr vergrössern wird, je schwieriger es ist, die früher hervorgehobene Abgrenzung zwischen echten und unechten insektenfressenden Pflanzen in aller Schärfe durchzuführen, so haben wir alsdann eine Gesammtzahl von 350 Species in 15 Gattungen, welche von beiden Polarregionen an über die ganze Erde verbreitet sind und keinem grösseren Florengebiete fehlen, vielleicht mit Ausnahme der afrikanischen Wüsten und Pampas von Argentinien. Die 15 Gattungen gehören 5 dicotyledonen Familien an, von denen die *Droseraceen* (polypetal, den *Saxifraginen* anzureihen) und die *Utriculariaceen* (auch *Lentibularien* genannt, sympetal, den *Labiatifloren* anzureihen) die bekanntesten sind; die *Sarraceniaceen* (polypetal, den *Papaveraceen* verwandt) enthalten drei amerikanische Gattungen und werden jetzt durch starke Cultur in Gewächshäusern bekannter, und dasselbe gilt auch von der Gattung *Nepenthes* (apetal, den *Aristolochiaceen* verwandt), welche für sich allein eine Familie bildet; auch *Cephalotus* ist als Repräsentant einer eigenen Familie aufgeführt, die dann aber nur aus einer Art besteht und in ihren verwandtschaftlichen Beziehungen sehr verschieden gedeutet wird (*Rosaceen, Crassulaceen, Francoaceen* etc. verwandt). Obgleich noch nicht mit allen Arten der *Droseraceen* und *Utriculariceen* Experimente über Insektenfang angestellt sind, so deutet doch die gleiche Beschaffenheit der dazu dienenden Organe bei allen auf die Möglichkeit desselben hin, und wir haben dann die interessante Thatsache, dass die carnivoren Eigenschaften für die genannten Familien ein physiologisches, allen ihren Arten zukommendes Merkmal abgeben, während in den anderen Familien der Insektenfang bisher nur in zweifelhafter Form vorkommt und vielleicht nur auf wenige Repräsentanten derselben beschränkt ist. Wenn es gelingt, für gewisse natürliche Familien gemeinsame physiologische Merkmale ausfindig zu machen, welche die morphologischen Charaktere ergänzen, so haben wir damit für die botanische Systematik einen wesentlichen Fortschritt erlangt, und so scheint es hier in der That der Fall zu sein. —

Aus der grossen Zahl der Insektivoren werden wir nun eine kleine Anzahl heraussuchen, welche Gegenstand specieller Untersuchungen geworden sind, um an diesen die Eigenschaften der insektenfressenden Pflanzen genauer kennen zu lernen.

Drosera.

Der Sonnenthau, *Drosera*, liefert mit seinen drei einheimischen Arten das leichteste und beste Untersuchungsmaterial, und besonders *D. rotundifolia* ist als die gemeinste Species Hauptgegenstand der Experimente geworden [Roth 1782; Nitschke 1860; Darwin 1875].

Sie ist wol die am weitesten verbreitete Insektivore unserer Erde, da sie folgendes ausgedehnte Gebiet bewohnt: Von Kola und Lappland durch ganz Skandinavien und Gross-Britannien über Deutschland und die Alpenkette nach Frankreich, Spanien, Italien und östlich bis zum Libanon; durch das ganze europäische Russland und ganz Sibirien bis Unalaschka und zur Sitcha Insel, und ostwärts durch ganz Canada hindurch bis zum Polarkreise, in den Vereinigten Staaten bis südwärts zu Alabama und Florida. — Die anderen beiden deutschen Arten geben ihr in ihrer weiten Verbreitung wenig nach.

Von ausländischen Arten ist besonders *D. binata* aus Australien in culti-

virten Exemplaren gut untersucht [Morren 1875], und sie eignet sich auch wegen ihrer bedeutenden Dimensionen und der auf langen Stielen hochgetragenen Blätter sehr bequem zu Versuchen; die kleine *D. intermedia* (fig. 1), welche in den Mooren des nördlichen Deutschlands nicht selten viele Quadratfuss grosse Strecken gesellig zwischen Sumpfmoosen wachsend überzieht, zeichnet sich auch nach des Verfassers eigenen Versuchen durch eine lebhafte Reizbarkeit aus; sie ist als Repräsentant ihrer Gattung in Figur 1 dargesteilt. Unsere *Droseren* bilden vor der Blüthe keinen Stengel aus; ein verkürztes Rhizom steckt mit zarten Wurzeln im Moose und trägt eine zierliche Rosette von runden oder länglich-spathelförmigen Blättern, an denen man unsere 3 Arten am leichtesten unterscheiden kann; im Hochsommer entwickelt sich dann aus der Mitte der Blätter ein zarter Blüthenschaft, der in wickeliger Inflorescenz etwa 4—8 kleine weisse Blüthen producirt, welche man nur selten, an warmen Sonnentagen, schön geöffnet findet. Nach der Fruchtreife im September erlischt das weitere Wachsthum und die Blätter sterben ab; es hat sich eine zarte, von linealen Schuppen umhüllte Winterknospe herangebildet, über welche das üppig wuchernde Sumpfmoos noch im Herbst hinwegwächst und so die perennirende Pflanze einhüllt; im nächsten Frühjahr entwickelt sich die bis dahin schlummernde Knospe zu einigen länger gestreckten Rhizomgliedern, welche eine neue Rosette von Blättern ausbilden und dann erst sichtbar für bequeme Beobachtung ihren Cyclus von Lebenserscheinungen wiederholen [Nitschke 1860]. Die Blätter sind braunroth von mannigfachen Haaren und Drüsen; letztere, die Tentakeln Darwin's, bedecken in dichten Kreisen die ganze Oberfläche und haben dem Rande zu immer längere Stiele, bis sie am Blattrande selbst für gewöhnlich strahlenförmig nach allen Seiten ausgebreitet gefunden werden. Nicht selten findet man in freier Natur einzelne der Blätter mit eingebogenen Drüsen (vergl. die Figur), und dann als Grund dieser Einbiegung ein kleines gefangenes Thier von den Drüsenköpfen erfasst, in der Regel längst todt oder nur noch in seinen Chitinresten erhalten; die Blätter mit abstehenden Drüsen aber secerniren an dem oberen Ende, dem kugligen oder ellipsoidischen Drüsenkopfe, eine Flüssigkeit klebriger Natur, die im warmen Sonnenschein im feuchten Moore überall an ihnen in krystallhellen Tröpfchen glänzt und die schöne Volksbenennung »Sonnenthau« herbeigeführt hat.

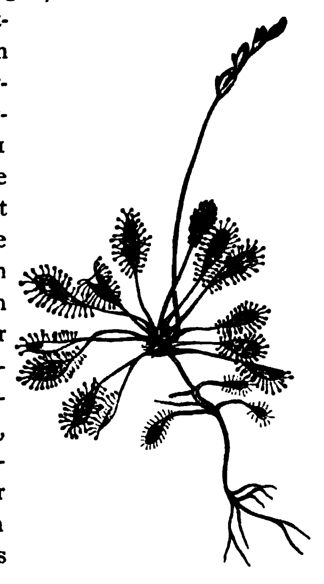


Fig. 1.
Drosera intermedia Hayn.
Ganze Pflanze in natürlicher Grösse. Unten am Stengel sind die Reste der vorjährigen Laubrosette sichtbar, über welcher die diesjährige mit dem Blüthenschaft sich ausbreitet; das oberste Blatt derselben hat seine Drüsen zusammengeneigt, die übrigen strahlend. (Nach der Natur gezeichnet.)

Diese Drüsen sind sogenannte »Digestions-Drüsen« *), welche sich vor anderen dadurch auszeichnen, dass sie auf Einwirkung andauernder chemischer Reize eine Flüssigkeit secerniren, welche eine organische Säure und ein dem Pepsin zu vergleichendes und analog wirkendes Ferment gelöst enthält; in Folge hiervon bekommt dies Secret verdauende Eigenschaften, und da die Drüsen die ge-

*) Handbuch der physiologischen Botanik von W. Hofmeister; III. Bd. von de Bary, pag. 106.

lösten eiweissartigen Stoffe zu absorbiren vermögen, so ist der ihnen zuertheilte Name sehr bezeichnend.

Bei Drosera und anderen, nicht aber bei allen insektenfressenden Pflanzen, stehen diese Digestionsdrüsen iiber Gefässbündelendigungen auf der Oberfläche und am Rande des Blattes, und haben gerade bei dieser Gattung einen complicirten Bau, welchen unsere Figur 2 durch Darstellung einer Randpartie des Blattes und eines Drüsenkopfes bei noch viel stärkerer Vergrösserung veranschaulicht. Ein einzelnes Spiralgefäss durchzieht den parenchymatischen und wie die übrigen Blatttheile mit sonderbar gestalteten zweizelligen Haaren spärlich bedeckten Drüsenstiel und endet inmitten eines das Centrum des Drüsenkopfes ausfüllenden Complexes von dicht aneinander gereihten Spiroïden; um letztere herum liegen gewöhnlich zwei, oft aber auch drei Zelllagen eines zarten Parenchyms, nicht immer in so regelmässiger Weise, wie es früher dargestellt ist [Nitschke 1860], deren Entwicklung jetzt aber klargestellt ist*). Sie sind wie die oberen Stielzellen mit einer homogenen purpurnen Flüssigkeit erfüllt [Trécul 1855, Abbild.], und nur die Wände sind mit einer Schicht von farblosem circulirenden Plasma ausgekleidet; werdennun diese Zellen mit stickstofthaltigen Körpern in Berührung gebracht, so zeigen sie einige Stunden nach der Reizung keine homogene Purpurflüssigkeit mehr, sondern verschiedentlich geformte purpurfarbige Massen in fast farbloser Flüssigkeit suspendirt, und es kann der aus dieser Veränderung hervorgehende Farbenwechsel sogar mit blossem oder mit einfacher Loupe bewaffneten Auge wahrgenommen werden; später, wenn die normalen früheren Verhältnisse für die Drüse wiederkehren, lösen sich auch die rothen Massen auf und es ist dann dieselbe Purpurflüssigkeit wieder in den Zellen, deren ungefärbtes Plasma stets in strömender Bewegung ist [Darwin 1875, 1876]. Dieser Vitalismus der Drüsenzellen darf nicht befremden, wenn wir die ganze Drüse als ein »sensitives Organ« kennen lernen; denn in den spontane Bewegungserscheinungen vollführenden pflanzlichen Organen (wie z. B. bei der Mimose und Oxalis) sind allgemein in ähnlicher Weise mit sehr empfindlichem Plasma erfüllte Zellen zu finden. Diese Reizbarkeit der Drüsen äussert sich nun makroskopisch in der Einbiegung der am Rande stehenden gegen die Blattmitte hin, und dieselbe geht Hand in Hand mit der Plasmaveränderung; als dauernder Reiz wirkt jede stickstofthaltige Substanz, und in der freien Natur wird selten ein anderer stickstoffreicher Körper die Drüsen berühren, als ein auf die Blätter kriechendes oder noch besser fliegendes Insekt, welches von den glänzenden Drüsen angelockt wird, in denen es Nektar zu seiner Nahrung vermuthet. Es büsst für diesen Irrthum fast ausnahmslos mit seinem Tode, und wir wollen uns sein Schicksal zugleich mit der Wirkungs-

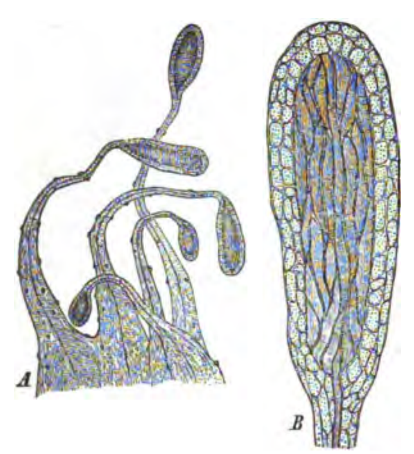


Fig. 2. *Drosera rotundifolia* L.
A. Randpartie des Blattes mit den am längsten gestielten Drüsen, schwach vergrössert. — B. Ein einzelner Drüsenkopf, sehr viel stärker vergrössert. — (Beide Figuren mit der *Camera lucida* entworfen.)

*) Durch Warming, in den Videnskab. Meddelelser fra d. naturh. Foren. i Kjöbenhavn 1872, pag. 168 sqq.

weise des Blattes nach den zahlreich darüber angestellten Versuchen klar legen, bei denen ein kleines Insekt (Fliege, Ameise) auf die Mitte der Blattoberfläche gesetzt wurde [Roth 1782, Nitschke 1860, Darwin 1875, Morren 1875]. Dasselbe macht, durch die klebrigen Drüsen festgehalten, sofort grosse Anstrengungen fortzukriechen und zieht dabei stellenweise das Secret zu Fäden aus; allein da die Zahl der Drüsen eine zu grosse ist und dieselben von allen Seiten wirken, so ist dieser sein Befreiungsversuch gewöhnlich so vergeblich, dass es nicht einmal über die Blattmitte hinaus gelangt; aber auch sonst wird es da noch von den grössten und am kräftigsten secernirenden Drüsen festgehalten. Jedenfalls erlahmt es alsbald und hört ungefähr nach Verlauf einer Viertelstunde auf, weitere Anstrengungen zu machen; auch erfolgt kurz darauf in Wirklichkeit sein Tod. Diese Geschwindigkeit muss überraschen, da man doch andere Insekten in Spinngeweben gefangen viel längere Zeit hindurch die grössten Anstrengungen machen sieht, um aus der Gewalt des gefährlichen Feindes zu kommen, der noch dazu mittelst eines Giftes den Tod seiner Beute beschleunigen kann; davon ist bei *Drosera* nicht die Rede, aber wol werden die Drüsensecrete durch Verschleimung der Tracheenausgänge in dem Insektenleibe einen Starrezustand bewirken, der sich von dem wahrhaften Tode nicht äusserlich unterscheidet und von ihm gefolgt wird. — Etwa gleichzeitig mit dem letzten Kampfe des Insektes beginnen die ihm zunächst befindlichen kleineren Drüsenhaare der mittleren Blattfläche sich gleichmässig von allen Seiten gegen das Insekt hin zu beugen und berühren es endlich mit ihren Drüsenköpfen zu einer Zeit, wo es schon unbeweglich da liegt. Alsdann beginnen auch die entfernter stehenden Drüsen sich gegen das Insekt hin einkrümmend umzubiegen; keine Drüse zeigt irgend eine Gelenkstelle, wie es sonst bei vielen sensitiven und carnivoren Pflanzen der Fall ist, sondern der ganze Stiel geht aus der geraden Form in eine gekrümmte und endlich an seiner Basis in eine in scharfem Bogen einwärts geschlagene Curve über; langsam aber stetig nimmt die Bewegung gegen die Randdrüsen hin zu, bis diese zuletzt auch beginnen sich einzukrümmen und mit den Köpfen sich der Insektenleiche zu nähern, welche schon in inniger Berührung steht mit den näheren Drüsenköpfen. Zu allerletzt beginnt dann auch die ganze Blattfläche hohl zu werden, indem die beiden Seitenränder sich aufwärts schlagen und bis fast zur gegenseitigen Berührung einander nähern können, während dann die Drüsen in das Innere des so gebildeten Hohlraums hineinragen; doch unterbleibt eine starke Einwärtskrümmung in vielen Fällen.

Die Intensität der auf diesen Reiz hin erfolgenden Bewegung ist abhängig von der Vegetationskraft der Pflanze, vom relativen Alter des Blattes (da sowohl die ältesten als jüngsten Blätter jedes Individuums fast unempfindlich sind), und von der Witterung, zumal der Temperatur; es ist eine allen sensitiven Organen gemeinsam zukommende Eigenschaft, dass sie nur unter dem specifischen Optimum äusserer Einflüsse zu voller Wirksamkeit gelangen. In der Regel vergehen zwischen den hier geschilderten Vorgängen etwa 8—12 Stunden.

Die Secretion muss nun noch unsere Aufmerksamkeit auf sich lenken; um sie zu ermöglichen, dienen hier wie bei anderen in gleicher Weise ergiebig secernirenden Carnivoren die mit den Gefässbündelendigungen in Verbindung stehenden mit Flüssigkeit erfüllten Spiralgefässe, von denen wir je eins den Drüsenstiel durchziehen und mit einem grossen Complex von Spiroiden im Drüsenkopf verbunden sahen; man kann sie als »Wasserleitungszweige« ansehen [Reess & Will 1875, auch Ziegler in den Comptes rendus 1874]. Sehr wichtig

ist nun, dass in dem Falle, wo ein Insekt einen dauernden Reiz ausübt, das Secret sich chemisch verändert und, indem es von einer organischen, zur Essig- oder Fettsäurereihe gehörenden Säure begleitet wird, ein dem Pepsin des thierischen Magens durchaus analoges Ferment entwickelt, und dadurch auf den getödteten Insektenkörper eine starke Auflösungskraft ausübt. Es verliert seine verdauenden Eigenschaften, sobald es durch Alkalien neutralisirt wird, und gewinnt sie bei Zusatz von irgend einer nicht verletzenden Säure wieder, gerade wie es mit Pepsin der Fall ist [DARWIN 1875]. Es tauchte einmal der Gedanke auf, dass die Auflösung der Insekten auf *Drosera*-Blättern Folge eines Fäulnissprocesses sei, eingeleitet durch *Bacterien* und *Pilzhyphen* [NORDSTEDT 1874; MORREN, Juni und Juli 1875]; allein wiederholte Untersuchungen haben gezeigt, dass das Secret antiseptisch ist und selbst die auflösende Fähigkeit besitzt [MORREN, Novemb. und Dec. 1875; REESS und WILL 1875 etc.]. Die vermehrte Secretionsthätigkeit der Drüsen hüllt dann den ganzen Insektenkörper in eine schleimige Masse und verflüssigt ihn bis auf die unlöslichen Chitintheile; diese sehr stickstoffreiche Flüssigkeit wird nun allmählich von den Drüsen resorbirt und gelangt so in das Blatt, wo sie Ernährungsfunctionen nutzbar gemacht werden kann. Zum Schluss breiten sich dann, aber mehr allmählich und oft erst nach vielen Tagen, die Drüsen wieder strahlenförmig aus und das Blatt ist zu einem neuen Fange geeignet; doch ist wohl beachtenswerth, dass es weder zu oft, noch auf ein Mal zu grosse Mengen animalischer Nahrung bekommen darf, wenn es nicht daran selbst zu Grunde gehen soll. — Es ist im Vorhergehenden der in der Natur eintretende Fall geschildert, dass das Blatt Insektennahrung erhält; Jeder kann leicht diese Versuche an unter Glasglocke in *Sphagnum* cultivirten Droseren wiederholen. Man kann nun aber auch zur genaueren Kenntniss der Eigenschaften dieser interessanten Pflanze eine grosse Zahl von Versuchen anstellen, welche der Natur fremd sind, und da diese in allen Modificationen angestellt sind [DARWIN 1875], so sei nur auf das allgemeine Resultat hingewiesen, dass alle leblosen Körper in derselben Weise wie der Insektenkörper einen Reiz hervorrufen, eine dauernde Einbiegung der Drüsen aber mit vermehrter saurer Pepsinsecretion nur dann, wenn sie stickstoffhaltig sind; von solchen Substanzen wirken schon erstaunlich geringe Mengen reizend sowohl auf das sich dann zusammenballende Plasma der rothen Zellen als auf die sich krümmenden Drüsen, und fast alle diese Substanzen werden von dem sauren Ferment derselben gelöst oder wenigstens corrodirt. —

Einige Experimente DARWIN's. Folgende Flüssigkeiten übten keinen Reiz auf die Digestionsdrüsen aus: Wasser, auch nicht in mechanischer Wirkung durch fallende Tropfen, daher auch in der Natur als Regen wirkungslos; Gummi, Zucker, Stärkebrei, verdünnter Alkohol, Olivenöl, Thee-Aufguss. — Es reizten dagegen folgende Flüssigkeiten: Milch, Harn, Eiweiss, Fleischaufguss, Schleim, Speichel, Belladonna-Extract, Abkochungen von grünen Erbsen, Kohlblättern, Grasblättern und Hausenblättern.

Folgende feste Körper reizten und gingen mehr oder weniger schnell und vollständig in Lösung über, oft erst nach Zusatz von etwas Speichel oder verdünnter Salzsäure: Fibrin, Syntonin, Zellgewebe vom Schaf und aus der Eingeweidehöhle einer Kröte; Würfel von hartem Knorpel, von enthäutetem Katzenohr, vom Zungenbein eines Huhnes, Knochensplitter von geröstetem Hammelcotelett; Gelatine, Chondrin, Milch, präparirtes Caseïn, Pollenkörner; Faserknorpel reizte wenig, phosphorsaurer Kalk wirkte schliesslich giftig. — Nicht verdaut wurden folgende Substanzen, welche aber auch vom thierischen Magensaft nicht verdaut werden: Stücke von Nägeln, Haarkugeln, Federkiele, Chitin, Cellulose, Fett, Oel, Stärke etc. Dieselben bewirkten

keine längere Einbiegung der durch sie gereizten Drüsen, als anorganische Körper, wie Glassplitter u. s. w.

Die Länge der Einbiegungszeit ist von dem reizenden Körper unter sonst gleichen Umständen abhängig; gefütterte Blätter zeigten sich durchschnittlich nach Verlauf von resp. 1—7 Tagen an den wieder ausgestreckten Drüsen von neuem reizbar. — Die beste Reizung erfolgt durch Eintauchen des Blattes in rohen Fleischaufguss; auch veranlassen kleine Fleischstückchen schon sogar in 5 Minuten eine starke Einbiegung der Drüsen; die schnellste aller beobachteten Wirkungen erfolgte in 10 Secunden als deutliche Einbiegung, die aber erst nach $17^1/_2$ Minuten völlig beendet war. —

Das Zusammenballen des Protoplasmas erfolgt am stärksten auf Einwirkung von kohlensaurem Ammoniak, welches aber bald nach Eintritt der Reizung die Drüsen schwärzt. Es genügt bei einem empfindlichen Blatte die Aufsaugung von 0.0005 Mgr. durch eine Drüse, um im Laufe einer Stunde deutlich mikroskopisch bemerkbare Zusammenballungen in den oberen Parenchymzellen des Stieles hervorzurufen.

Aldrovanda.

Weit verbreitet vom fernen Australien bis zu den Ländern Mitteleuropa's besitzt diese Wasserpflanze eine klimatische Adaption, welche Staunen erregen würde, wenn sie nicht eben durch den temperirenden Einfluss des sie umgebenden Mediums geschützt würde; über das ganze eben angedeutete Territorium ist sie aber nur sehr sporadisch vertheilt und besitzt überall nur wenige Fundstellen. Sie ist eine der wenigen wurzellosen, untergetaucht schwimmenden Wasserpflanzen, dadurch interessant, dass sie von hinten fortwährend gliederweise abstirbt, während ihre Spitze weiterwächst; denn wie unsere Figur 3 zeigt, ist der Stengel durch gequirlte Blätter in ein System übereinander gestellter Internodien eingetheilt. Die natürliche Lage des Stengels im Wasser ist die horizontale, so dass die Blätter mittleren Alters senkrecht mit ihrer Rippe gegen die Oberfläche des Wassers gestellt sind und die obersten Borsten derselben die Oberfläche erreichen; nur die zarte Blüthe ragt so eben an ihrem etwas längeren Stiele über die Wasserfläche hervor [Caspary 1859].



Fig. 3. *Aldrovanda vesiculosa* L.

A. Zwei Quirle der blühenden Pflanze, der untere eine Blüthe und viele Blätter ohne entwickelte *Lamina* tragend, in natürlicher Grösse. — B. Ein einzelnes Blatt gewaltsam geöffnet, vergrössert. — C. Querschnitt durch die *Lamina* in natürlicher Lage, noch stärker vergrössert, unten die zarte Mittelrippe zeigend und auf der dickeren ihr nah gelegenen Hälfte lange Borsten tragend. — (Nach Caspary.)

Der uns besonders interessirende Bau der Blätter wird gleichfalls durch unsere Figur 3 veranschaulicht. Auf dem verkehrt-keilförmigen Blattstiele sitzt, umgeben und überragt von meistens 4 oder seltener 5 gezähnelten zarten Borsten, die scharf zusammen geklappte Blattscheibe, deren rechte und linke Hälfte von etwas mehr als Halbkreisgrösse durch die in eine kleine Spitze auslaufende Mittelrippe beweglich zusammengehalten werden; eine jede ist dem Rande entlang eingebogen und schlägt mit diesem eingebogenen Rande unter oder über die andere im geschlossenen Zustande; es ist aber schon seit 1861 bekannt, dass

bei dieser Pflanze das ganze Blatt sensitiv ist, und unter günstigen Vegetationsbedingungen öffnen sich dann die beiden Blattflügel von einander etwa wie die Klappen lebender Muscheln. Die Reizbarkeit wird noch wesentlich erhöht durch auf der Oberfläche der Lamina stehende lange und vielzellig zusammengesetzte Borsten von zartem Bau; das geöffnete Blatt schliesst sich auch auf Berührung einer derselben, und ebenso auf Berührung der Blattflügel selbst [STEIN 1873; COHN 1875; DARWIN 1875]; doch findet diese Reizbarkeit nur in sehr warmem Wasser statt, am lebhaftesten bei 27—30° R., und die Blätter öffnen sich immer nur sehr langsam wieder, oft erst nach vielen Stunden, ja Tagen. — Die Haarbildung an den Blättern ist eine sehr reiche; ausser den erwähnten langen Borsten finden wir den Rand jedes Blattflügels mit kurzen, nur bei Vergrösserung gut sichtbaren conischen Spitzen besetzt, welche am geschlossenen Blatt in einander greifen; und dann haben wir noch eine ganze Reihe verschieden gebauter Papillen und Sternhaare. Gefässe finden wir nur in der Mittelrippe des Blattes, vermissen auch charakteristisch gebaute Digestionsdrüsen, die die im Wasser untergetaucht lebenden Carnivoren überhaupt nicht entwickeln; und dieser Lebensweise entspricht auch der zarte Bau der Blattflügel, welche nahe der Rippe aus nur 3, von da an aber nur aus 2 gleichsam in eine einzige verschmolzenen Zellreihen bestehen (Fig. 3, C).

Zahlreich in den geschlossenen Blättern vorgefundene lebende und getödtete kleine Wasserthiere, vorzüglich *Crustaceen (Ostracoden, Cladoceren,* vorzüglich die gemeinen *Daphnia-*, *Cypris-* und *Cyclops*-Arten) und auch Larven von *Dipteren* und *Neuropteren,* machten auf den Insektenfang aufmerksam; dies bestätigte sich eben so schön als einfach durch einen Versuch von COHN, der in filtrirtem Wasser gross gezogene Exemplare von *Aldrovanda* in mit den genannten Crustaceen erfüllte Wasserbehälter hineinsetzte: in kurzer Zeit hatten die vordem leeren Blätter fast ausnahmslos Thiere gefangen und schlossen dieselben nun in dem von ihren breitrandigen Blattflügeln gebildeten Hohlraum ein. In diesem können die kleinen Wasserkrebse schwimmen; es ist einstweilen unbekannt, wodurch sie getödtet werden und ob sie nicht des Hungertodes sterben müssen, da sich das durch ihre Bewegungen gereizte Blatt nicht wieder öffnet; sie sind 6 Tage lang in ihrem Gefängnisse lebend beobachtet worden. — Auch ist es zweifelhaft, ob die Papillen ein peptonisches Ferment secerniren und dadurch die Verdauung der animalischen Nahrung ermöglichen; es ist dies bei einer so kleinen Wasserpflanze schwer zu entscheiden, doch liegt es nahe zu vermuthen, dass die eigenthümlich geformten Haare und Papillen wenigstens bei der Resorption der stickstoffhaltigen Nahrung eine Rolle spielen*). Wurden die Pflanzen in einen dünnen Aufguss von rohem Fleisch hineingesetzt, so zeigte sich in den betreffenden Papillenzellen ein Zusammenballen des Protoplasmas, wie wir es bei *Drosera* kennen lernten [DARWIN 1875]; und auch dieses bestätigt die an und für sich wahrscheinliche Annahme, dass *mutatis mutandis* auch diese *Droseracee* ein der ganzen Familie zukommendes physiologisches Merkmal besitzt, welches nur bei ihr als Wasserpflanze weniger deutlich sich zeigt.

Dionaea.

Wir kommen zur speciellen Betrachtung derjenigen insektenfressenden Pflanze, welche mit Recht als bester Repräsentant dieser physiologischen Abtheilung im Reich der Vegetabilien gelten kann, weil sie die am feinsten zum Insektenfang

*) DUVAL JOUVE, im Bulletin de la société botan. de France, F. XXIII, 1876.

eingerichteten Organe besitzt. An ihr sind ja auch, wie in der historischen Relation erwähnt wurde, die ersten Entdeckungen darüber gemacht, und ihr gerade ist der darauf bezügliche Speciesname zu Theil geworden, den wir Deutschen mit »Venus-Fliegenfalle« in unsere Sprache übergeführt haben. — Im Gegensatz zu den bisher ausführlich geschilderten Arten lebt sie nur auf einem ganz kleinen Theile unserer Erde wild; an einer Stelle von geringer Ausdehnung, welche unter die sich längs der atlantischen Küste der Vereinigten Staaten von Long Island bis Florida ausdehnenden sandigen und streckenweise mit Moorgründen erfüllten »Pine-barrens« sich einschaltet, bei Wilmington in Nord-Carolina und in den nächsten daran angrenzenden Strecken von Süd-Carolina, da findet sie sich in dem feuchten, fetten Boden am Rande der Brüche und Moore verhältnissmässig häufig. Sie erträgt dort nicht selten Frost, lebt auch nicht in den Torfbrüchen selbst, sondern an den etwas trockeneren Stellen [CANBY 1869]. In der Cultur ist sie dagegen ausserordentlich verbreitet, und wenn man in botanischen Gärten Insektivoren vorfindet, so ist sie wol immer darunter, oft auch die einzige; nur die *Sarracenien* concurriren jetzt mit ihr in der Beliebtheit und übertreffen sie in der Leichtigkeit der Cultur.

Die Blätter zeigen die Einrichtungen einer Insektenfalle so offenkundig, dass schon der erste Bericht darüber von ELLIS [1768], welcher die Morphologie des Blattes dabei äusserlich zu skizziren hatte, vollständig richtig ist und nur in der Deutung des Zusammenwirkens der einzelnen Theile der inzwischen gewonnenen Klarheit entbehrt. Von diesen Blättern steht eine grosse Zahl an langen und gegen die Lamina hin immer breiter geflügelten Blattstielen zu einer grossen Rosette zusammengedrängt, in deren Mitte aus der gern abwärts wachsenden Axe sich der Blüthenschaft mit wenigen grossen terminalen Blüthen entwickelt; die Pflanze perennirt dadurch, dass sie eine Knospe in der Achsel des obersten Laubblattes neben dem Blüthenschaft entwickelt, welche zur vegetativen Reproduction bestimmt ist.

Ein einzelnes der gewöhnlich 5—7 Centimeter langen Blätter stellt unsere Figur 4 dar; der breit geflügelte Blattstiel trägt die Scheibe auf dünner Spitze, dem sogenannten Zwischenstück [KURTZ 1876], aus dem sich dann die Blattmittelrippe fortsetzt; sie trägt ähnlich wie *Aldrovanda* zwei halbkreis- oder nierenförmig gestaltete Seitenflügel, deren jeder mit einem Kranze von 15—20 starken Wimpern besetzt ist, in welche je ein Gefässbündel ausläuft. Insofern entsprechen sie den Randdrüsen von *Drosera;* aber sie sind mit den Blattflügeln unbeweglich verbunden und haben keine Drüsenorganisation, sondern laufen in eine einfache Spitze aus; dagegen sind die beiden Blattflügel beweglich und klappen wie *Aldrovanda* um die Mittelrippe wie um ein Charnier zusammen, wobei dann die steifen Randborsten in einander greifen wie zwei mit gerade gestreckten Fingern in einander

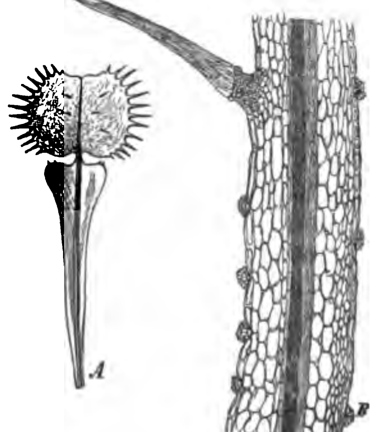


Fig. 4. *Dionaea muscipula* L.
A. Geöffnetes Blatt von vorn gesehen, nach der Natur in natürlicher Grösse gezeichnet. — B. Querschnitt durch die *Lamina*, stark vergrössert, von einem Gefässbündelstrang der Länge nach durchzogen und eins der sensiblen Haare auf der Oberseite neben zerstreuten Sternhaaren zeigend. (Nach KURTZ.)

gefaltete Hände. Obgleich nun also auch dieses Blatt zu den sensitiven gehört und wir, um mit HOFMEISTER zu reden, bei dem Schliessen und Oeffnen der Blätter fungirende antagonistische Zellschichten zu erwarten haben, so verrathen sich diese doch wenigstens nicht äusserlich, sondern der Querschnitt des Blattes zeigt ausser interessanten Trichombildungen keine Besonderheiten. Es giebt deren, abgesehen von den Randwimpern, dreierlei Sorten, sensible Haare, Sternhaare und Scheibendrüsen, welche alle mit auf die Querschnittsdarstellung unserer Figur gebracht sind. Jedes Blatt besitzt auf jedem Flügel nahe der Mitte nur drei sensible Haare, die sich vor den anderen durch ihre Länge auszeichnen; an ihrer Basis durchbricht das innere Parenchym die Epidermis, die sich mit kürzeren Zellen auch auf die Basis des Haares fortsetzt, und dasselbe besteht selbst aus einem kurzen Cylinder polygonaler Zellen, dem dann ein sich schlank verjüngender Kegel aus lang gestreckten Zellen aufgesetzt ist; äusserlich gleicht ein solches Haar einer Randborste, besitzt aber weder wie diese aussen Sternhaare, noch ein Gefässbündel innen, während das Protoplasma seiner Zellen Rotation zeigt [DARWIN 1875; FRAUSTADT, KURTZ 1876]. Die Sternhaare finden sich sonst überall am Blatt, zumeist allerdings auf dessen Unterseite, während die Scheibendrüsen nur auf der Oberseite entwickelt sind. Obgleich sie nur aus einem von 28 kleinen Zellen zusammengesetzten scheibenförmigen Kopfe bestehen, welcher von zwei längeren Stielzellen getragen wird, so haben wir sie doch nach ihrer Secretionsfähigkeit als Digestionsdrüsen zu betrachten.

Die Bedeutung der sechs sensiblen Haare des Blattes erscheint uns nun in einem ganz anderen Lichte, als sie von ELLIS mit der Meinung gedeutet wurden, sie seien zum Todtquetschen des gefangenen Insektes bestimmt, wenn wir uns durch einfache Experimente überzeugen, dass gerade sie der Sitz der Reizbarkeit des Blattes sind; es bedarf sonst schon gewaltsamer Eingriffe in den Blattmechanismus, um dieses zum Zusammenschliessen zu bringen, während ein sehr zartes Berühren eines jener Haare dazu genügt; und zwar schliesst sich ein völlig geöffnetes Blatt unter günstigen Vegetationsbedingungen in etwa 10—30 Secunden. Es gehört somit *Dionaea* zu den wenigen Pflanzen, deren sensitive Organe eine fast momentane Bewegung als Reaction gegen Reiz zeigen, und wenn wir von der langsamen Bewegung der *Drosera*-Drüsen absehen, so ist sie mit Aldrovanda zusammen die einzige, welche auf diese Weise kleine Thiere hascht. Und letzteres wird sie sehr leicht vollführen können, wie auch CANBY durch einen in freier Natur angestellten Versuch nachwies, da die sensiblen Haare so auf die Blattoberfläche gestellt sind, dass kein Insekt über sie hinweglaufen kann, ohne eines derselben zu berühren. — Allerdings üben alle berührenden Körper, lebende oder gar anorganische, einen gleichen Reiz aus und bringen das Blatt stets zum Schliessen, aber der weitere Verlauf der Reizerscheinung ist ein nach der chemischen Beschaffenheit des berührenden Körpers verschiedener. Ist letzterer nämlich nicht stickstoffhaltig, oder berührt ein stickstoffhaltiger Körper nur für einen Augenblick eins der Haare ohne mit der Blattoberfläche in Berührung zu bleiben, so schliesst sich das Blatt auf diesen Reiz hin nur für kurze Zeit, beginnt sich bald wieder langsam zu öffnen und ist dann von neuem reizbar und schliessungsfähig; ist aber ein stickstoffhaltiger Körper nach der Reizberührung mit den Drüsenscheiben in dauerndem Contact, so eröffnet sich das über ihm geschlossene Blatt einstweilen nicht wieder, sondern es beginnt nun die Thätigkeit der Digestionsdrüsen. Sie beginnen unter Aggregation ihres Protoplasmas ein fast farbloses, leicht schleimiges und stärker saures Secret zu entwickeln, als

wir es bei *Drosera* fanden, und zwar so reichlich, dass zuweilen eine wirkliche Tropfenbildung beobachtet wurde.

»Bei einer Gelegenheit, wo ein Blatt, welches ein Stückchen gerösteten Fleisches eingeschlossen hatte, sich nach acht Tagen von selbst wieder öffnete, war so viel Secret in der Furche über der Mittelrippe, dass es herabtröpfelte. — Eine grosse zerdrückte Fliege *(Tipula)* wurde auf ein Blatt gelegt, aus welchem ein kleines Stück an der Basis des einen Lappens vorher herausgeschnitten war, so dass eine Oeffnung blieb, und durch diese lief das Secret neun Tage lang fortwährend den Blattstiel hinab, d. i. während der ganzen Zeit, so lange überhaupt das Blatt beobachtet wurde.« [DARWIN, Insektenfress. Pflanzen, Cap. 13, pag. 268.]

Diese intensive Secretion ist darum um so auffälliger, als die Drüsen vor der Berührung mit eiweisshaltigen Körpern trocken sind. Es ist dies in der That ein Beispiel von Sparsamkeit in der Natur; denn die Drüsensecretion bei *Drosera* hat — die Nützlichkeit des Insektenfanges vorausgesetzt — zuerst den Zweck, den Fang zu ermöglichen; der *Dionaea* stehen dagegen dafür andere Mittel zu Gebote.

Es vergehen immer mehrere Tage über der Auflösung auch kleiner auf das Blatt gelegter Eiweisskörper, und während derselben pressen sich allmählich die erst hohl und leicht gegen einander geneigten Blattflügel mit solcher Gewalt gegen einander, dass sie mit ihren Flächen gegenseitig in Berührung kommen und weichere zwischen ihnen liegende Körper von ihnen Eindrücke bekommen. Alsdann beginnt das Blatt sich wieder zu entfalten, hat aber vorerst noch nicht seine volle frühere Empfindlichkeit wieder erlangt; nach mehr als drei Digestionsthätigkeiten pflegt das Blatt überhaupt abzusterben, auch schon nach der ersten, wenn die applicirte eiweisshaltige Quantität ein wenig gross war; auch ist *Dionaea* viel empfindlicher als *Drosera* gegen manche zu den Experimenten verwendete Substanzen, wie z. B. Käse, der Schwärzung des Blattes und endlich dessen Tod zur Folge hat, ohne dass die übrigen Blätter dadurch in Mitleidenschaft gezogen würden. Da nun die Blätter sich gleichmässig über grossen und kleinen Insekten schliessen, und den gefangenen Thieren ein Ausweg nicht mehr frei steht, so ist es in der Natur vom Zufall abhängig, ob die Pflanze durch einen Fang mit Vortheil Nahrung erlangt oder durch den Verlust eines Blattes zu Schaden gelangt.

Wir würden hiermit die carnivoren Eigenschaften von *Dionaea* in ihren Grundzügen erschöpft haben, wenn nicht in neuester Zeit das regste Interesse auf einen mit der Sensibilität des Blattes in directer Verbindung stehenden Gegenstand gelenkt wäre, der zwar kein Licht wirft auf die durch das Blatt vollzogene Insektenernährung, wol aber auf die dieselbe einleitenden Organe. Das Blatt von *Dionaea* ist nämlich als ein galvano-elektrischer Apparat mit selbstthätigen Spannungskräften erkannt worden, und wir haben bisher von keinem anderen Organe irgend einer Pflanze eine analoge Erscheinung erfahren.

BURDON SANDERSON gebührt das Verdienst dieser wichtigen Entdeckung, die er nach Publicirung in Fachkreisen besonders durch die denkwürdigen Experimente vor der ‚Royal Institution‘ in London am 5. Juni 1874 der wissenschaftlichen Welt mittheilte. Die Fundamentalexperimente sind folgende: Verbindet man das obere und untere Ende einer Blattscheibe von *Dionaea* dadurch mit einem empfindlichen Galvanometer, dass man dessen Polenden vermittelst nicht polarisirender Elektroden (aus Thon und Kochsalz zusammengeknetet) einmal mit dem Zwischenstück zwischen Blattstiel und Lamina und andererseits mit der Laminaspitze, in Berührung bringt, so zeigt im Moment, wo auf diese Weise die

Kette geschlossen ist, das Galvanometer im *Dionaea*-Blatte einen Strom an, bei dem die positive Elektricität von der Basis zur Spitze desselben strömt. Verbindet man dagegen das Magnetometer mit der Basis und Spitze des Blattstieles, so zeigt das Galvanometer einen dem vorigen entgegengerichteten Strom an. Diese beiden einander entgegengesetzten Ströme müssen sich in der Pflanze theilweise compensiren, und davon kann man sich sehr schön überzeugen, wenn man die Intensität des in der Lamina erzeugten Stromes misst, während man den Blattstiel durch Abschneiden allmählich verkürzt; es wächst die Stromintensität alsdann mit der Verkürzung des Blattstieles und erreicht ihr Maximum, sobald der Stiel völlig abgeschnitten ist. MUNK [1876] hat den Sitz dieser Elektricitätsquelle aufgesucht und ihn in den oberen Parenchymzellen der Blattflügel und der Mittelrippe gefunden. — Dass nun diese elektrische Spannung auf irgend eine noch nicht näher festgestellte Weise, direct oder indirect, mit der Sensibilität des Blattes zusammenhängt, geht daraus hervor, dass jede auf Reiz folgende Schliessung des Blattes auch von einer starken Aenderung in der Stromintensität begleitet wird, und zwar finden wir eine Doppelschwankung: »positiv mit negativem Vorschlage«, d. h. zuerst eine geringe Abschwächung, dann aber eine um so grössere Verstärkung des in der Lamina erzeugten Stromes.

Es sei z. B. das Magnetometer, wie zuerst angegeben, mit der Basis und der Spitze der Blattscheibe durch Elektroden verbunden und zeige den constanten von Basis zu Spitze verlaufenden positiven Strom an, in einer Ablenkung von 30 Scalentheilen; das bisher geöffnete Blatt wird durch Berührung mit einem Haarpinsel gereizt; sofort zeigt sich eine Abnahme der Ablenkung bis auf 25 oder gar 20 Scalentheile, darauf aber wächst die Ablenkung wiederum stetig und langsamer als vorhin bis auf 40—60 Scalentheile; dies geschieht in etwa 20 Secunden, alsdann kehrt die Magnetnadel langsam, etwa in einer Minute, zu ihrer ersten Ruhelage zurück, auf 20 Scalentheile Ablenkung. [MUNK 1876].

Diese elektrische Stromschwankung geht nun der Bewegungserscheinung voraus; wenn die Magnetnadel nach stattgehabter Doppelschwankung schon wieder zur ersten Ruhelage zurückkehrt, dann erst schliesst sich das Blatt; noch deutlicher wird dies dadurch, dass zuweilen das Blatt sich auf eine sehr leise Berührung eines seiner sensiblen Haare nicht schliesst, während die galvanische Strom-Doppelschwankung auch in diesem Falle in der angegebenen Weise verläuft. Auch hat sich durch complicirte Detailuntersuchungen herausgestellt, dass in Folge der Reizung die Zellen der oberen Blattparenchymhälfte eine negative Schwankung, die Zellen der unteren Parenchymhälfte eine positive Schwankung erfahren; aber diese Schwankungen sind schon fast gänzlich abgelaufen zu der Zeit, wo die Schliessungsbewegung beginnt. —

Jede der einzelnen Zellen äussert für sich ihre elektrische Wirkung, jede gleicht einem sehr minutiösen galvanischen Apparate; Reizbewegungen kommen auch nur dadurch zu Stande, dass jede einzelne Zelle für sich molekulare Aenderungen in der Constitution ihres Plasmas vollzieht, als deren Resultat in der Regel ein Ausfliessen von Wasser und Einströmen in andere Stellen zu betrachten ist. Beide Thatsachen sind an sich gleich dunkel und kaum genügend festgestellt; hoffen wir, dass *Dionaea* auch in dieser Beziehung noch weitere Resultate der Pflanzenphysiologie überliefern wird. —

Pinguicula.

Nach den complicirten Fangapparaten, die wir an den bisher betrachteten *Droseraceen* zu schildern hatten, ist diese Insektivore verhältnissmässig einfach und verdankt ihre physiologischen Eigenthümlichkeiten auch nur einer grossen

Menge von Digestionsdrüsen, welche den in der Regel zungenförmig gestalteten Blättern auf der Oberfläche dicht neben einander gedrängt aufsitzen. Sie entsprechen wol ungefähr in ihrem Bau denen der *Dionea,* sind gleichfalls hutförmig aus meist 16 Zellen mit einer Trägerzelle gebildet, bewegungslos und ohne Gefässbündel; ausserdem finden sich noch kleinere, sitzende Drüsen aus der halben Zellenzahl bestehend, welche aber gerade wie die grösseren ohne vorhergegangene Reizung reichlich eine klebrige Flüssigkeit secerniren. Hierin kommt also *Pinguicula* unseren *Droseren* gleich, mit der sie auch die Lokalitäten gern theilt. Zumal die drei deutschen Arten lieben Moore und wachsen oft gesellig neben *Drosera* auf torfigen Wiesen; die fleischigen Blätter sind zu einer festen Rosette zusammengedrängt und stiellos, daher auf der Erdoberfläche aufliegend, und aus der Mitte der Rosette erhebt sich dann ein schlanker, eine einzelne gespornte Lippenblume tragender Blüthenschaft, welcher diesen Pflänzchen ein überaus zierliches Aussehen verleiht. Auch sie sind perennirend und überwintern mit einem kleinen, knospenförmigen, unter Moos verhüllt liegenden Tochterspross, dessen Entwicklungsgeschichte noch nicht genau festgestellt ist.

Die ausgebreitete, von Drüsen glänzende Blattrosette muss nun an und für sich sehr geeignet sein zum Insektenfang, und thatsächlich findet man in der freien Natur sehr häufig die Pflanzen behaftet mit Thieren, aber auch mit durch den Wind herbeigeführten und hängen gebliebenen nicht animalischen Substanzen. Insekten, oder (bei Experimenten an cultivirten Exemplaren) kleine Eiweiss- oder Fleischstückchen veranlassen das reichlich secernirende Blatt zum Einrollen seiner Ränder, wenn sie in der Mitte aufliegen, oder nur zum Einrollen eines einzelnen mit dem stickstoffhaltigen Körper in Berührung befindlichen Randes. In den Drüsenzellen findet alsdann, wie wir es in solchen Fällen stets kennen lernten, Zusammenballung des Plasmas statt, auch nimmt die Secretion an Intensität und an Säuregehalt zu, was nicht der Fall ist, wenn anorganische Körper das Blatt durch ihren Reiz zu einem kürzeren Einrollen der Ränder veranlasst haben. Dieses Einrollen findet überhaupt nur langsam statt und entzieht sich öfters einer leichten Wahrnehmung; noch langsamer rollt sich der Rand wieder auf und zwar oft schon, ehe die Lösung des betreffenden stickstoffhaltigen Körpers vollzogen ist, die dann mit einer Resorption desselben endet.

Utricularia.

Werfen wir noch einmal einen Blick zurück auf die bisher betrachteten Pflanzen, so haben wir bei denselben zwei wesentlich verschiedene Fangmethoden kennen gelernt, nämlich einmal durch klebrige Drüsen, und zweitens durch spontan bewegliche und zusammenschliessende Blätter; bei letzteren traten Digestionsdrüsen höchstens zur Verdauungsthätigkeit in Funktion.

Die dritte und letzte Abtheilung insektenfressender Pflanzen wird nun jetzt durch *Utricularia* eröffnet; bei ihr kommen die Insekten — ob angelockt oder zufällig, lassen wir einstweilen dahingestellt — in unbewegliche und nicht mit klebrigen Drüsen zum Festhalten eingerichtete Fangorgane hinein, deren eigenthümliche Form von der Gestalt einer Halbkugel oder eines einseitig offenen Hohlcylinders sich gewöhnlich mit Borstensystemen und Klappen oder Ventilen verbindet, um das Entweichen der gefangenen Insekten zu verhindern. —

Die artenreiche und sehr weit verbreitete Gattung *Utricularia,* die mit *Pinguicula* die Familie theilt, ist in ihren exotischen Typen noch nicht genau genug

auf carnivore Eigenschaften geprüft, um das bei den einheimischen Arten Gefundene unbedingt zu verallgemeinern; die Untersuchungen trockener Exemplare aus Herbarien lehren zwar, dass die bei unseren Arten zum Fangen dienenden Organe, die Utrikeln, aus metamorphosirten Blattzipfeln entstandene kleine Blasen von Linsen- oder Erbsengestalt aber kleiner als diese, auch bei den tropischen Arten sich mehr oder weniger häufig finden; aber schon die verschiedene Lebensweise der letzteren lässt es problematisch erscheinen, dass bei beiden dieselben Organe in gleicher Weise funktioniren, und es bedarf zur Feststellung dessen einer eingehenden Untersuchung an Ort und Stelle.

Unsere einheimischen Arten sind lange besser bekannt; es sind wurzellose untergetaucht schwimmende Wasserpflanzen mit fiederförmig verästelten Zweigen, an denen die Utrikeln zahlreich sitzen; sie perenniren am Grunde der stehenden Gewässer, in denen sie leben, und steigen zu Beginn des Sommers mit lufterfüllten Blasen, empor um nahe der Oberfläche des Wassers die weitere Entwicklung zu durchlaufen und über sein Niveau einen langen Schaft mit lockerer Traube von gelben, gespornten Lippenblumen emporzutreiben.

Die für uns hauptsächlich in Betracht kommenden Utrikeln müssen wir etwas eingehender zu schildern versuchen; wir können sie uns am einfachsten vorstellen als einen hohlen, plattgedrückten Körper, der an seinem mit einer Oeffnung versehenen oberen Ende eine Art von Klappe zum Verschluss der letzteren trägt; diese Klappe wird schon im frühesten Entwicklungsstadium des Utrikels angelegt und bleibt beweglich gegen von aussen auf sie wirkende schwache Druckkräfte; sie liegt mit ihrem freien Ende unter einem vorspringenden Wulste des ihrer Befestigungsstelle gegenüberliegenden Randtheiles, und durch diesen Randwulst, welcher über die Fläche des klappenartigen Fortsatzes vorspringt, wird dieser zu einem wahren Ventile gemacht. Er kann natürlich nicht nach oben entweichen, wenn ihn eine von unten wirkende Kraft zu erheben sucht; und drängt ihn eine entgegengesetzt wirkende nach unten, so tritt er, vermöge seiner natürlichen Elasticität, sogleich wieder in die normale Lage zurück, sobald als die wirkende Kraft nachlässt. Es lässt daher dieses Ventil nichts von dem Inhalte des Schlauches entweichen, gestattet aber wol von aussen hinein drängenden Medien den Eingang [Benjamin 1848;]. Die Utrikeln tragen noch mannigfache Haarbildungen, von denen besonders die grossen vier Anhängsel, welche rechts und links vom Eingange stehen, durch ihre Gestalt auffallen und durch ihre lang gebogene Borstenform zusammen mit der sphäroidischen Blase gewissen Crustaceenantennen nicht unähnlich werden; diesem Umstande legt Darwin ein besonderes Gewicht bei, weil er hierin ein Anlockungsmittel für Crustaceen findet. Die übrigen Haare, welche das Ventil bedecken, wie die kleinen zweizelligen Papillen an der Aussenfläche des Utrikels und die Kränze zweispaltiger oder zweiarmiger Haare im Innern desselben sind vielleicht von physiologischer Bedeutung, doch in dieser Beziehung noch nicht deutlich erkannt; jedenfalls sind hier ebenso wenig wie bei *Aldrovanda* echte Digestionsdrüsen vorhanden.

Das Auffinden vieler Ueberreste von kleinen Wasserkrebsen etc. und von lebenden Thierchen in diesen Utrikeln führte nun alsbald auf den Gedanken, dass letztere die physiologische Function der animalischen Ernährung zu vollführen hätten, und die zur Aufhellung dieser Frage angestellten Experimente ergaben ein günstiges Resultat. In ähnlicher Weise, wie es von *Aldrovanda* beschrieben wurde, fingen *Utricularien*, welche in filtrirtem Wasser gross gezogen waren, in ihren leeren Utrikeln eine Menge von Wasserthierchen, als sie in ein

damit erfülltes Bassin gesetzt wurden; die Thierchen waren durch das Ventil hineingelangt, aber dasselbe versperrte ihnen den Ausgang, und sechs Tage lang wurden sie in den Blasen sich umhertummelnd beobachtet [Cohn, Darwin, 1875]. Die Thiere werden allmählich zersetzt und verdaut; doch ist der Verdauungsprocess weder so schnell noch so klar wie bei den bisher betrachteten Insektivoren; da die Haare im Innern auf Einwirkung reizender Substanzen (Ammoniumcarbonat etc.] Zusammenballung des Protoplasmas zeigen, so liegt es nahe, denselben die Rolle der resorbirenden Zellen zuzuertheilen [Darwin 1875]. —

Es mag nun hier kurz darauf hingewiesen werden, wie leicht eine neu aufgetauchte Idee, sobald sie sich in weiten Kreisen Anerkennung verschafft hat, nun auch oft in übertriebener Weise angewendet wird und Deutungen älterer Zeit verdrängt, welche mit vollem Rechte neben ihr fortbestehen könnten. Als Benjamin und andere Autoren den Bau der Blasen von *Utricularia* erkannt hatten, sahen sie in ihnen das Mittel der Pflanze, um die Form des Perennirens, wie sie von ihr schon lange bekannt war, normal zu vollziehen; die lufterfüllten Utrikeln sollten das Schwimmen erleichtern, bis endlich beim Erlöschen der Vegetationskraft das durch die Ventile eindringende Wasser das Herabsinken der Pflanze auf den Grund des Gewässers ermöglichte. Und wer je die complicirten Eigenthümlichkeiten einer Vergleichung unterzogen hat, welche die Stauden zu Lande und zu Wasser bei der vegetativen Reproduction und der Erhaltung des Einzelindividuums zeigen, der musste sich durch dieses neue Beispiel eines gesetzmässigen Mechanismus befriedigt fühlen. Wozu ist es nöthig, die Errungenschaften älterer Zeit dadurch zu vernichten, dass Alles jetzt nur als der neu aufgetauchten Idee unterthan gedeutet werden soll? Können nicht dieselben Blasen zwei verschiedenen Functionen gleichzeitig dienen, oder deutet nicht sogar die Gegenwart von Luft in ihnen darauf hin, dass vielleicht jene früher gegebene Erklärung die richtige war? — Wenn wir nachher die bisher gemachte Voraussetzung, dass die Insektenernährung für die Carnivoren nützlich und insofern beabsichtigt sei, einer kritischen Beleuchtung unterwerfen, wollen wir uns des hier gemachten Einwurfes erinnern. —

Sarracenia.

Während der Bau der Fangorgane bei *Utricularia* ihrer Lebensweise als Wasserpflanze entspricht, haben wir nun dieselbe Fangweise in veränderter Form bei terrestrischen Arten zu besprechen, und hier ist sie bei den *Sarracenien* am mannigfachsten ausgebildet. Es sind dies Sumpfbewohner mit Blattrosetten, aus deren Mitte sich der Blüthenschaft erhebt, wie wir dies ja meistens bei den terrestrischen Insektivoren beobachteten. Die erheblich grossen Blätter sind aber hier völlig zu schlauchförmigen Fangapparaten metamorphosirt, indem der etwas gebogen aufsteigende Blattstiel unmittelbar oder weiter oberhalb über seiner Insertionsstelle hohl wird und nun mit allmählich erweiterter und mehr aufgeblasener Krümmung sichelförmig ansteigt; an seiner Bauchseite (der Axe der Rosette zugekehrt) besitzt er der ganzen Länge nach einen flügelförmigen Längsstreifen, der gerade wie der aufgeblasene Theil reichlich von Nerven und anastomosirenden kleineren Gefässbündelsträngen durchzogen ist. Die wiederum etwas verengerte Mündung dieses Blattstieles ist ringförmig ausgebildet an der Bauchseite, während an der Rückenseite sich die Lamina von aus herzförmiger Basis eirund-spitzer Form (so bei den meisten) continuirlich an das Stielgewebe anschliesst. Die Länge und der Durchmesser des Schlauches, sein Flügel und seine Krümmung

sind je nach Arten beträchtlich verschieden; aber interessanter ist für uns noch die Verschiedenheit in der Richtung der Lamina; diese steht nämlich entweder aufrecht auf dem ebenfalls aufrechten Schlauch, und dann ist natürlich dessen Mündung weit offen; oder sie ist stark gegen die Schlauchaxe geneigt, so dass sie wie ein Deckel den Schlauch vor hineinfallenden Regentropfen schützt. Der letztere Fall kommt vor bei den beiden Arten *S. psittacina* und *variolaris*, der erstere bei den vier Arten *S. purpurea, flava, rubra* und *Drummondi* [HOOKER 1874]. Allein auch bei den zuletzt genannten Arten kann nur wenig oder gar kein Regen in den Schlauch hineingelangen, weil auch die aufrechte Lamina eine so gebogene Oberfläche besitzt, dass das Regenwasser in der Regel an der Rückenseite des Schlauches herabfliessen wird, wovon sich Jeder leicht überzeugen kann, der dieselben auf diesen Punkt hin betrachtet; nur die gemeinste Art, *S. purpurea*, macht hiervon eine Ausnahme, und in sie kann der Regen hineingelangen; sie ist aber auch die einzige Art, bei welcher im Innern des Schlauches die secernirenden Drüsen fehlen, und welche kein Wasser selbstthätig aussondert; es scheint also hier der Regen das Secret ersetzen zu sollen, und die in diese Falle hineingerathenen Insekten müssen ertrinken und zersetzen sich dann in dem Wasser [HOOKER 1874]. Denn das ganze Blatt zeigt nun eine schöne Insektenfalle, bei welcher die bunt gefärbte Lamina das Anlockungsmittel bietet und durch Honigdrüsen zum Besuche reizt, aber in der Art mit nach unten gerichteten steifen Haaren besetzt ist, dass die darauf geflogenen Insekten mit Nothwendigkeit stets nur abwärts kriechen können; so gelangen sie in das Innere des Schlauches, der oben glatte Zellen, dann drüsige und secernirende Zellen zur Epidermis hat, und endlich ebenso wie die Lamina fast in seiner ganzen Länge mit denselben steifen und gerade nach abwärts gerichteten Haaren ausgekleidet ist. So gelangen hier grosse Mengen von Insekten hinein*), so viele, dass erzählt wird, insektenfressende Vögel suchten die *Sarracenien*schläuche auf, um unter Zurückbiegung ihres Deckels die gefangenen Insekten heraus zu picken; diese Beobachtung mag auch zu der in jene classischen Worte eingekleideten Erklärung der linnéeischen Schule über den Zweck jener Schläuche Veranlassung gegeben haben; »aquam praebent sitientibus avibus.« — Es fehlen noch genauere Mittheilungen über die Drüsensecretion, doch lässt sich nach dem Beschriebenen vermuthen, dass die dabei stattfindenden Verhältnisse den der besser untersuchten Carnivoren analog sein werden.

Darlingtonia.

Nur mit wenigen Worten sei der noch interessanteren Pflanze aus derselben Familie gedacht, welche erst kürzlich in den Untersuchungskreis über insektenfressende Pflanzen hineingezogen ist [HOOKER 1874; CANBY 1875]. Sie theilt mit *Sarracenia* die Bildung des Fangapparates aus röhrenförmig aufgeblasenem Blattstiel, der in seinem Innern dieselben Haare und Drüsen wie jene besitzt und an seiner Spitze gleichfalls die kleine Lamina trägt; aber abgesehen von der sonderbaren Heterophyllie der jungen und alten Pflanze ist an der letzteren die Lamina wie eine tief zweispaltige Zunge gestaltet und steht horizontal, weithin sichtbar, von der nach unten gerichteten Mündung des Schlauches ab. Um die

*) Nach einer Mittheilung von RILEY [Transact. of the Acad. of Sc. of St. Louis, vol. III pag. 235, 1875] sollen gewisse Insekten sich von dem Blatte ernähren und durch seine Fangvorrichtungen mit hineingefallenen Insekten ernähren lassen; — wenn es sich so bestätigt, eine neue interessante Wechselbeziehung zwischen Pflanzen und Insekten.

Mündung nach unten zu richten, macht der Blattstiel selbst eine spiralige Drehung um 180 und entwickelt dann am oberen Ende einen Helm, von dem die Lamina ausstrahlt; so erhält das obere Ende des Schlauches die Form eines S, während der untere Theil gerade ist. — In die abwärts gekehrte Mündung kann kein Regenwasser hinein gelangen, dafür secerniren die Drüsen im Innern des Schlauches nach am natürlichen Standorte angestellten Beobachtungen sehr reichlich [mitgetheilt von CANBY 1875], und es ist den Bewohnern von der eng umgränzten Heimath der *Darlingtonia* sehr wol die insektenfangende Thätigkeit dieser merkwürdigen Pflanze bekannt, ja sie sollen davon praktische Anwendung für sich machen, ebenso wie die Portugiesen *Drosophyllum lusitanicum* zum Insektenfang in ihren Stuben aufhängen sollen.

Nepenthes.

Wol kaum eine andere Pflanze hat durch ihre merkwürdigen Metamorphosen der herabhängenden Blattstielranke zu aufrechten Krügen, an deren Spitze die Blattlamina auf kleinem Gelenk als Deckel auftritt, schon seit langer Zeit so sehr die Aufmerksamkeit auf sich gelenkt, als *Nepenthes,* welche artenreiche Gattung wir als typische Insektivore der feuchten Tropen auf der östlichen Hemisphäre betrachten können. Es darf daher wol der äussere Habitus dieser Krüge als bekannt vorausgesetzt werden, um Raum für neuere Untersuchungen zu sparen; nur sei daran erinnert, dass *Nepenthes* hohe Stengel treibt und oft mit den nicht Krüge tragenden Blattstielranken kletternd angetroffen wird, dass ferner die Krüge bei manchen Arten eine enorme Grösse erreichen und bei einer Bewohnerin von Borneo länger als 1 Fuss beobachtet sind [HOOKER 1874]. Diese Krüge sind nun ganz ähnlich den eben besprochenen *Sarracenien* complicirt gebaute Insektenfallen: Bei allen darauf untersuchten Arten [HOOKER] entwickelt der dicke Ring an der Krugmündung Honig aus zahlreichen Nektardrüsen, und dieselben finden sich auch an der Unterseite der Lamina, des Krugdeckels, wo sie wie jene zum Anlocken der Insekten bestimmt sind im Verein mit der hier herrschenden leuchtenden Färbung; nur *N. ampullaria* mit horizontal zurückgeschlagenem Deckel soll keine Drüsen an diesem entwickeln, wol aber am Mündungsrande. Auf die Mündung folgt im Innern des Kruges eine aus glatten Zellen gebildete, sehr lange Abtheilung des Cylinders, in welcher die Insekten hinabgleiten; den Boden des Kruges aber von einer beträchtlichen Höhe oberhalb desselben an bedecken sehr zahlreiche Digestionsdrüsen. Sie sind meist klein und dafür um so zahlreicher, bei *N. Rafflesiana* zu 3000 auf einem Quadratzoll [HOOKER 1874]; doch lassen sich auch noch an anderen Arten weniger zahlreiche aber zu grossen Scheibendrüsen ähnlich wie bei *Dionaea* vereinte beobachten, z. B. bei *N. Phyllamphora.* Diese Drüsen secerniren stets, und es sammelt sich das von ihnen ausgeschiedene Secret im Boden des Kruges an; bei zu grosser Wassermenge im Kruge kann dieselbe aber auch theilweise resorbirt werden [FAIVRE 1876]. Das Secret zeigt, bevor nicht stickstoffhaltige Substanz die Digestionsdrüsen gereizt hat, keine oder nur sehr schwach saure Reaction; auf Reiz durch eine animalische Substanz vermehrt sich das Secret und wird stark sauer; es hat dann eine ausserordentlich wirkungsvolle Auflösungskraft auf Eiweiss und kann geradezu als »pflanzliche Pepsinlösung« bezeichnet werden [GORUP-BESANEZ und WILL 1876]. Ungereiztes Secret wirkt kaum lösend, erhält aber dieselbe Lösungfähigkeit wie das aus gereizten Drüsen ausgeschiedene,

wenn der aus Krügen ausgegossenen Flüssigkeit einige Tropfen Ameisensäure zugefügt werden. — In den secernirenden Zellen zeigt das Protoplasma sowol Zusammenballung, als auch eine Farbenveränderung auf Reiz hin, wodurch das betreffende Gewebe braunfleckig erscheint. Alle Fütterungsversuche mit den verschiedensten Substanzen, von denen wir vorhin bei DARWIN's Versuchen mit *Drosera* sprachen, lassen sich bei *Nepenthes* mit dem besten Erfolge wiederholen, ja sogar bei der reichen Menge ausgeschiedenen Secretes mit der aus den Krügen in Glassgefässe übergegossenen natürlichen Flüssigkeit, und es scheint diese Gattung in ihrer Leistungsfähigkeit sogar noch der *Drosera* vorzusetzen zu sein. —

Zusammenfassung.

Wir haben nunmehr die am besten in ihren Eigenschaften bekannt gewordenen Insektivoren besprochen und dabei gesehen, dass man dieselben nach den zum Fange der Insekten dienenden Organen in drei Abtheilungen zerlegen kann, die wir kurz als Schliessfänger, Drüsenfänger und Schlauchfänger bezeichnen wollen; ist auch der Mechanismus der ersten Abtheilung, der mit reizbaren zusammenklappenden Blättern am feinsten, so fangen doch darum die Pflanzen der beiden anderen Abtheilungen nicht weniger sicher und quantitativ sogar bedeutend mehr. Ueberall sahen wir bei den betrachteten Pflanzen besondere Vorrichtungen zur Verdauung und Resorption der erhaltenen animalischen Nahrung; in allen Fällen fanden wir normale Digestionsdrüsen von bald complicirtem, bald sehr einfachen Bau, und es fehlten diese Drüsen nur da, wo die verdauenden Blatttheile in directer Berührung mit Wasser standen, nämlich von den betrachteten Arten bei *Aldrovanda, Utricularia* und der Regenwasser in ihren hohlen Stielen beherbergenden *Sarracenia purpurea*. —

Die Fülle von beobachteten Thatsachen, welche alle auf das eine Endziel hinauslaufend gedeutet wurden, der betreffenden Pflanze animalische Nahrung zukommen zu lassen, scheint an und für sich so sehr für deren Nützlichkeit zu sprechen, dass es fast überflüssig erscheinen dürfte, die vor Betrachtung der Fangeinrichtungen darüber aufgeworfene Frage jetzt noch einmal zu wiederholen und die gemachte Voraussetzung zu prüfen; allein da bisher einige gegen die Nützlichkeit zeugende Thatsachen übergangen oder nur leichthin berührt wurden, so können wir uns dennoch die Erörterung dieser Frage nicht ersparen. Daran werden sich andere wichtige Punkte anknüpfen, welche für die gesammte Physiologie von Interesse sind, und daher besprechen wir jetzt im Zusammenhange die

Ernährungsweise der insektenfressenden Pflanzen.

Die Nützlichkeit der Insektennahrung.

Wir haben in DARWIN denjenigen Forscher kennen gelernt, welcher, in diesem Falle namentlich durch HOOKER unterstützt, die Kenntniss der insektenfressenden Pflanzen zuerst zu einer bedeutenden Höhe hob und dieser physiologisch merkwürdigen Ernährungsweise eine allgemeine Anerkennung in botanischen Kreisen sicherte, die sich dann auch in kurzer Zeit herangebildet hat. — DARWIN pflegt solche Untersuchungen nicht um ihrer selbst willen vorzunehmen, sondern in der Tendenz, aus ihnen neue Beweise für die Nützlichkeitstheorie seiner Transmutationslehre zu gewinnen. Und so war es denn für ihn selbstverständlich,

die feinen Einrichtungen der Insektivoren zu Gunsten seiner Lehre zu deuten, und ohne Berücksichtigung der entgegenstehenden physiologischen Schwierigkeiten die Insektivoren zu erklären als hochentwickelte Vegetabilien, welche in Ermangelung einer reichlichen Stickstoffzufuhr aus dem Boden die deshalb durch Naturzüchtung überkommenen Blätter anwenden müssten, um durch Insektenfang diesen Mangel zu decken. Nachdrücklich sehen wir ihn hier und dort seine Ansicht hinstellen, dass das Fangen von Insekten jenen Pflanzen nicht nur nützlich, sondern sogar nothwendig sei, weil ihre mangelhafte Wurzelbildung oder die dürftige Moosdecke ihrer Umgebung ihnen nicht genug Stickstoffnahrung liefern könnte.

Obgleich nun die von ihm angestellten Experimente bei Wiederholung richtig befunden wurden, so konnte man doch die Thatsachen annehmen, ohne die Richtigkeit seiner Deutung anzuerkennen; und so bildeten sich unter den Physiologen gegnerische Parteien, welche die Nothwendigkeit der Insektenernährung und oft auch ihre Nützlichkeit lebhaft bestritten.

Um in dieser Frage eine Entscheidung treffen zu können, wollen wir die Gründe für und gegen die Nützlichkeit und Nothwendigkeit hier zusammenstellen: Dafür spricht erstens die Existenz von pflanzlichen Organen, deren Wirkung in freier Natur jedenfalls die ist, dass eine grosse Menge kleiner Thiere sich in diesen Apparaten fangen; zweitens die verschiedene Wirkung von stickstoffhaltigen und stickstofffreien Substanzen auf die sensiblen Organe unter den Insektivoren, auf die nur erstere einen dauernden Reiz ausüben können; drittens die in bestimmter Weise alsdann bei den meisten dieser Organe hervortretenden Secretionen eines verdauenden Liquidums, dessen chemische Analyse die grösste Aehnlichkeit mit dem thierischen Magensaft ergeben hat, und die Thatsache, dass wenn die dazu bestimmten Drüsen überhaupt nicht fortwährend dieses Secret absondern, dass sie es dann nur auf Berührung mit stickstoffhaltigen Körpern thun, dass aber auch die dauernd absondernden Drüsen ihr Secret in wirksamer Weise verändern, sobald als sie mit Stickstoffsubstanzen in Berührung treten (ersteres bei *Dionaea*, letzteres bei *Drosera* und *Nepenthes*); endlich spricht dafür allerdings noch mit die Lokalität, an der viele der Insektivoren zu leben pflegen, sowie ihre geringe Wurzelbildung. Aber auch ohne dies letztere wird Jeder zugestehen müssen, dass das Zusammentreffen von so viel wichtigen Gründen nicht auf Zufälligkeiten beruhen kann, sondern ein Gesetz anzudeuten scheint. Trotzdem aber sind einige gewichtige Gegengründe vorhanden, welche der Meinung Darwin's auf das Entschiedenste widersprechen und zu Gunsten derer zeugen, welche das Insektenfangen für etwas Zufälliges, aber durchaus nicht Nothwendiges halten.

Es ist nämlich eine bei fast allen secernirenden Insektivoren oft beobachtete und gelegentlich auch schon erwähnte Thatsache, dass die Blätter nach zu oft wiederholtem oder einem einmaligen zu grossen Fange ihre Digestionsfähigkeit verlieren und absterben; die Insektivore, welche durch ihre Apparate am meisten anzudeuten scheint, dass sie auf Insektenfang angewiesen sei, nämlich *Dionaea*, zeigt diese auffällige Thatsache gerade am meisten; schon nach der ersten Verdauung ist das betreffende Blatt sehr lange Zeit hindurch unempfindlich und erlangt die grosse Sensibilität zuweilen gar nicht, öfters sehr allmählig wieder; höchstens drei Mal hintereinander hat man ein Blatt eine kleine Eiweissmenge verdauen sehen. Dasselbe gilt von *Drosera* und anderen darauf geprüften Arten; doch ist es nicht immer so deutlich hervorgetreten, und scheint bei *Nepenthes*

und *Pinguicula* am wenigsten einzutreffen. Zwar kann man glauben, die dann absterbenden Blätter hätten ihrer Pflanze vorher mehr genützt, als sie ihr dadurch schadeten, dass sie ausser Function treten; allein es liegt etwas Widersinniges in der Annahme, dass ein Ernährungsorgan durch die Vollziehung seiner Function sich selbst zum Absterben bringt, und letzteres ist bisher überhaupt nur bei sexuellen Organen zur Beobachtung gelangt. — Weit wichtiger ist aber noch der zweite, jetzt von gärtnerischer Seite namentlich gegen die Carnivorentheorie betonte Gegengrund gegen DARWIN's Nützlichkeitsdeutung, den zuerst SCHENK*) durch lang andauernde Experimente beweisfähig machte, und der kürzlich noch in einem Vortrage von HOCHSTETTER erhärtet ist, der nämlich, dass alle in Cultur befindlichen insektenfressenden Pflanzen mindestens ebenso gut gedeihen, wenn man sie durch übergestülpte Glasglocken oder auf andere Weise vor Insektennahrung bewahrt, als wenn man sie mit Eiweissstoffen füttert. Es verdient in der That Aufmerksamkeit, dass in diesem Punkte DARWIN, der sonst so subtile Beobachter, es unterlassen hat, sich durch fortgesetzte Culturversuche davon zu überzeugen, dass alle seine sonstigen Gründe durch diesen einen Gegengrund im Cardinalpunkte hinfällig wurden; wie kann eine nützliche und stets beabsichtigte oder gar nothwendige Ernährungsweise in der Cultur unbeschadet fortfallen können? Und dass dem so ist, geht z. B. daraus hervor, dass im botanischen Garten zu Leipzig *Aldrovanda* zwei Jahre lang in einer Nährstofflösung ohne Eiweisssubstanzen und speciell Insektennahrung mit dem besten Erfolge cultivirt worden ist, und dass ein ebenfalls dort unter Glocke gezogenes Exemplar von *Dionaea* seine ohne diese erwachsenen Genossen bei weitem an Grösse und Ueppigkeit übertraf. — Es darf ferner nicht unbeachtet bleiben, dass der Grund DARWIN's, nur mit der Erklärung der Nothwendigkeit der Insektenernährung sei zugleich für die *Carnivoren* die Gegenwart der beschriebenen complicirten Apparate erklärt, dadurch arg erschüttert wird, dass die reizbaren Organe anderer Pflanzen *(Mimosa, Hedysarum etc.)* ebenfalls noch in Bezug auf ihren Zweck der physiologischen Erklärung harren; wie viele Pflanzen giebt es nicht auch mit secernirenden Drüsen, allerdings ohne peptonbildende Fermente. — Dann haben wir schon vorhin davon gesprochen, dass man in früheren Jahren den Blasen von Utricularia eine ganz andere Rolle für den Haushalt dieser Wasserpflanze zugeschrieben hatte, ehe man durch andere Pflanzen auf die insektivoren Eigenschaften geführt wurde; ist nun die frühere Erklärung jetzt plötzlich hinfällig geworden? Und *Utricularia* ist nicht die einzige Gattung, bei der eine zweite Möglichkeit anderer physiologischer Deutung vorliegt; durch Culturversuche ist ermittelt, dass *Sarracenien* und *Nepenthes* lange Zeit (es wird von *Sarracenia* angegeben, zwei Monate lang; FAIVRE 1876) ohne Befeuchtung der Erde gut gedeihen können, wenn ihre Schläuche und Krüge mit Wasser gefüllt seien; die Krüge von *Nepenthes* werden zum Zweck besseren Gedeihens in der Regel darum halb mit Wasser gefüllt, namentlich wenn die cultivirten Exemplare nicht genügend secerniren; können diese Organe nicht auch den Zweck der Wasserregulirung zu besorgen haben, ähnlich wie wir es bei den *Bromeliaceen* durch die dichte Blattrosette bewirkt sehen? — Es soll durch diese Einwände nur darauf hingewiesen werden, dass überhaupt Einwände gegen die Deutung DARWIN's erhoben werden könnten, zumal sie sich auch auf sehr weit herbeigeholte Thatsachen stützt. Denn was zumal den letztgenannten Beweisgrund, Lokalität und Wurzelbildung der meisten Insektivoren, anbetrifft, so ist

*) Mitgetheilt von CRAMER 1877, pag. 34.

dagegen zu bemerken, dass alle Moorbewohner diese Eigenthümlichkeiten theilen, ohne darum Insektivoren zu sein. Und auch diese selbst scheinen oft in freier Natur sehr wenig in der Lage zu sein, Insekten zu fangen; die oben dargestellte *Drosera intermedia* bildet stellenweise in den Mooren der Lüneburger Haide ausgedehnte, viele Quadratfuss grosse Polster, wo Pflanze neben Pflanze gedrängt vortrefflich gedeiht; wie gross ist in diesem Falle die Zahl von Individuen, wie gering die Möglichkeit des einzelnen, sich durch Insektenfang zu ernähren!

Die Nützlichkeitstheorie bei den Insektivoren ist also, so können wir abschliessen, noch weit von jenem Punkte der Kenntniss und Erfahrung entfernt, wo sie als abgeschlossene Thatsache alle Einwände aus sich selbst widerlegt; so geistreich sie ist, so wenig ist sie in allen Consequenzen klar. Denn das wird nach dem Gesagten einleuchten, dass DARWIN's Beweise durchaus nicht stichhaltig sind, und dass also die Nothwendigkeit der Insektenernährung für gewisse Pflanzen nicht daraus hervorgegangen ist. Aber Jeder muss auch zugeben, dass für diese Pflanzen nicht nur die Möglichkeit der Insektenernährung existirt, sondern dass dieselbe auch in der Natur wirklich nicht selten eintritt und der Pflanze alsdann von Nutzen sein muss, wenn der Gewinn an Stickstoffsubstanzen grösser ist als der durch Functionseinstellung und Abwelken des thätigen Blattes stattfindende organische Verlust. Wir haben daher eine facultative, nicht aber obligatorische Ernährung durch Auflösen von animalischen Substanzen für die sicher erkannten insektenfressenden Pflanzen festgestellt. —

Die Fermentwirkungen.

Es bleibt nun noch übrig, die physiologische Bedeutung dieser Ernährungsweise, mag sie nun nützlich, schädlich oder gleichgültig sein für den betreffenden Organismus, an sich und im Vergleich mit dem sonst aus dem Pflanzenreich Bekannten zu erörtern; denn dass sie thatsächlich vorhanden ist, kann ja nach den über die Wirkungen des Secretes von den *Droseraceen* und *Nepenthes* mitgetheilten Angaben Niemandem zweifelhaft sein. Wir können die hier zu besprechenden Punkte aus der Phytochemie sehr treffend mit einem Citate MORRENS*) bezeichnen: »L'activité des plantes carnivores est, en dernière analyse, une question d'azote«. In der That bleibt bei den insektenfressenden Pflanzen Alles, was seit langer Zeit über die Hernahme von Kohlenstoff, Wasser und mineralischen Bestandtheilen des Bodens bekannt war, ungeändert; nur um die Stickstoffzufuhr dreht sich die Frage, und da ist allerdings ihre Ernährungsweise in doppelter Beziehung merkwürdig. Einmal, weil sie dazu Organe verwenden, welche sonst nicht zur Absorption von flüssiger oder gar fester Nahrung dienen, ohne Ausnahme Blätter oder Blatttheile. Allein in diesem Punkte hat die moderne Botanik schon längst sich gewöhnen müssen, von den strengen Gesetzen überall Ausnahmen auftreten zu sehen, so dass man als oberstes Gesetz hinstellen könnte, dass bei vegetativen Processen gelegentlich jedes Organ ein anderes ersetzen kann, wenn es nur bestimmte Modificationen in seinem Bau annimmt. Und letzteres ist thatsächlich vorhanden; denn die absorbirenden Blätter sind nicht derb cuticularisirt an ihrer ganzen Oberfläche, sondern sie besitzen eben Drüsenhaare, welche durch ihr Secret eine feuchte Verbindung zwischen der Aussenwelt und dem Pflanzeninnern herstellen, oder es sind Wasserpflanzen, deren

*) Théorie des plantes carnivores, 1875, pag. 1042.

Blättern so wie so ganz andere Functionen zukommen, zumal da *Utricularia* und *Aldrovanda* zu den wenigen wurzellosen Phanerogamen gehören.

Aber nicht so bald werden wir mit der zweiten Abweichung von gewöhnlichen Regeln fertig werden, welche den chemischen Process der Stickstoffzufuhr bei Carnivoren betrifft. Während die übrigen Pflanzen dieselbe aus Nitraten und Ammoniaksalzen bekommen, sollen sie die Insektivoren aus organisirter, sehr stickstoffreicher Substanz direct durch deren Löslichmachung und Resorption entnehmen, und diese Stickstoffassimilirung lenkte die Aufmerksamkeit der Pflanzenphysiologen alsbald auf sich, sobald als die äusseren Eigenthümlichkeiten der insektenfressenden Pflanzen bekannt geworden waren.

Die beiden Arten von Stickstoffzufuhr stehen völlig fest; die normale ist durch die feinsten Experimente schon von BOUSSINGAULT festgestellt, für die abweichende der Insektivoren liegt nicht minder sicheres Beobachtungsmaterial zum Beweise vor. Der Gedanke, dass die Insektivoren eine chemisch-physiologische Ausnahmestellung im Pflanzenreich bildeten, ist aus zwei Gründen von selbst ausgeschlossen, einmal weil die betreffenden Familien zu nahe Verwandtschaften zu andern, normal sich ernährenden Familien zeigen, als dass man eine so wichtige Differenz für möglich halten sollte, und dann zweitens deshalb, weil überhaupt nur die Morphologie sich bisher als so vielen Ausnahmefällen unterworfen und ganz von physiologischer Nothwendigkeit beherrscht sich gezeigt hat, während in den Grundgesetzen des pflanzlichen Lebens die Ausnahmslosigkeit chemischer und physikalischer Gesetze herrscht, aus denen erstere ja auch nur complicirte Zusammensetzungen darstellen.

Zur Lösung der schwierigen Frage bleibt mithin nur die Möglichkeit übrig, dass die Insektivoren gewisse Erscheinungen sehr auffällig und prägnant zeigen, welche an den übrigen Pflanzen bisher übersehen waren, dass sie sich also mit gewissen Modificationen den Ernährungsgesetzen der anderen Pflanzen anreihen, dieselben erweitern und in einem neuen Lichte erscheinen lassen, dass sie also gewisser Maassen nur graduell, nicht aber principiell abweichen.

Und so verhält es sich in der That; die hier besprochenen Erscheinungen haben mit Bezug auf die von ihnen abzuleitenden phytochemischen Consequenzen eine wesentlich neue Anschauung über den Stoffwechsel im Pflanzenreich und über Aufnahme organischer Stoffe überhaupt herbeigeführt, die sich stützen konnte auf eine Menge von schon seit langer Zeit aufgehäuften Einzelbeobachtungen, die aber bislang anhangsweise mit den Hauptgesetzen weitergeführt waren, ohne dass man daran gedacht hätte, sie alle zusammen zu fassen und sich auf sie stützend die pflanzliche Ernährung mit freierem Blicke anzusehen.

Es kann nicht Aufgabe dieser Abhandlung sein, den geneigten Leser hier schon in das ganze Gebiet dieser ebenso wichtigen als interessanten Entwicklung hineinzuführen und zu erläutern, welche Anschauungen über Ernährung und Stoffwechsel jetzt herrschend geworden sind; es muss dies einem anderen Abschnitte der Encyklopädie der Naturwissenschaften überlassen bleiben. Dagegen scheint es angebracht, unser Thema hier so weit auszuführen, dass wenigstens für die Ernährungsweise der insektenfressenden Pflanzen durch Vergleich mit anderen Erscheinungen im Pflanzenleben ein befriedigendes Bild erzielt wird.

Da öfter hervorgehoben wurde, dass der Auflösungsprocess von Insekten in den Organen der Carnivoren nicht nur in der Form, sondern auch im Wesen übereinstimmend sei mit dem Verdauungsprocess stickstoffhaltiger Substanzen im thierischen Magen, so müssen wir auf den gemachten Vergleich noch etwas näher

eingehen. Das Thier nimmt fertig gebildete organische Substanzen zur Nahrung in sich auf und macht sich dieselben dadurch zu eigen, dass es in seinem Körper selbst bestimmte Fermente besitzt, welche die organischen Substanzen spalten und dadurch lösend einwirken; dann erst sind die vorher unbrauchbaren Substanzen fähig, aufgesogen zu werden, und also dann erst brauchbar.

Da wir diesen Process Verdauung nennen, so durften wir mit demselben Namen den geschilderten Vorgang der Auflösung von Insektenkörpern durch Digestionsdrüsen bezeichnen, da diese in dem peptonbildenden Secrete ein Ferment besitzen, welches bei ihnen gerade wie im thierischen Magen die Spaltung und Auflösung der Eiweissstoffe vollzieht.

Wenn sich nun also hier fast völlige Identität zwischen Thier- und Pflanzenernährung herausgestellt hat, so finden wir dafür bei den übrigen, nicht insektenfressenden Pflanzen wenigstens zahlreiche Analogien. Das oft erwähnte Ferment der Insektivoren ist eben nicht das einzige, welches man aus dem Pflanzenreiche kennt; schon vor langer Zeit hat man z. B. in der Diastase keimender Getreidekörner ein anderes, ausserordentlich wirksames Ferment kennen gelernt, welches im Thier- und Pflanzenreich in derselben Weise die Spaltung und Auflösung der Stärke zu vollziehen hat; eine grosse Menge anderer Fermente sind bereits aufgefunden für verschiedene andere Stoffe, noch viel mehr werden aufgefunden werden, seitdem einmal das Interesse dafür rege geworden ist. MORREN [1876] hat das Verdienst, nach seiner das Jahr zuvor erschienen »Theorie des plantes carnivores« auch alle jene einzelnen Thatsachen gesammelt und unter einen einheitlichen Gesichtspunkt gebracht zu haben, welche überzeugend darthun, dass auch im Pflanzenreich die Verdauung ebenso nothwendig zur Erhaltung des Organismus ist, wie im Thierreiche; nur aus dem Grunde tritt sie meistens viel weniger scharf hervor als im Thierreiche, weil die Pflanzen sich durch den Kohlensäurezersetzungprocess die grösste Menge von den Stoffen selbst zu bereiten pflegen, welche in ihrem Organismus später »verdaut« werden und zur Verwendung gelangen. Aber sobald als der Kohlensäurezersetzungsprocess und die Assimilation von Stärke in irgend einem pflanzlichen Organismus nicht stattfindet, so tritt in seiner Ernährungsweise der Verdauungsprocess und mit ihm die Analogie mit den Insektivoren und weiter mit der thierischen Ernährung sehr schlagend hervor. Jedes keimende Samenkorn ist ein solches Beispiel einer nur verdauenden Pflanze; denn in der jungen, sich aus dem Embryo entwickelnden Pflanze sind keine Wurzeln, welche mineralische und stickstoffhaltige Nahrung aus dem Erdboden zuführen könnten; sie besitzt noch keine grünen Blätter, welche Kohlensäure zersetzen und Stärke bilden; sie lebt einzig und allein von den organisirten Substanzen, die die Mutterpflanze ihr im Samenkorn mitgegeben hat, die sie spalten und umgestalten muss, um sie für sich verwenden zu können, und die sie vollständig auflöst durch eine Reihe von Fermenten und Umsetzungsprocessen, die ihr Verdauungsvermögen repräsentiren.

Im Lichte dieser neuen Wahrheit erscheint nun die Ernährungsweise noch von vielen anderen Pflanzen als mehr oder weniger analog derjenigen, die uns zuerst bei den insektenfressenden Pflanzen als so wunderbar erschien, nämlich besonders bei allen denjenigen, welche niemals Chlorophyll entwickeln und daher auch immer nur Verdauungsprocesse zeigen können, während die chlorophyllführenden Pflanzen neben denselben noch die Kohlenhydratbildungsprocesse aufweisen [PFEFFER 1877]. Das ganze Heer der Pilze gehört hierher, von denen ja nicht wenige wegen ihrer starken Zersetzungskraft organisirten Substanzen gegen-

über berüchtigt sind; aber auch unter den Pflanzenorganen haben wir in den Saprophyten, den Humuspflanzen, vortreffliche Beispiele zu der eben geschilderten Thätigkeit. Eine Reihe von Orchideen ist schon seit mehreren Jahren durch genaue Einzeluntersuchungen in den Rang echter chlorophyllloser Saprophyten erhoben (in erster Linie *Epipogium Gmelini,* fast ebenso *Neottia Nidus avis,* noch weniger *Corallorrhiza innata,* am wenigsten *Goodyera repens),* denen sich Repräsentanten anderer Familien (z. B. *Monotropa* aus dem Verwandtschaftskreise der *Ericinen)* anreihen; sie alle sind auf die nährenden Substanzen des Bodens angewiesen und müssen diesen ihre Kohlenhydrate sogar entlehnen; es ist einstweilen noch unbekannt, welches Ferment in ihren Wurzeln und Rhizomen die »Verdauung« der in flüssiger Form von den Wurzeln aufgesogenen Stoffe übernimmt; dass daselbst eine solche Verdauung stattfindet, beweisen zur Genüge die enormen Mengen von gebildeten Kohlenhydraten. —

Von allgemeinen Gesichtspunkten ausgehend darf man daher bei der Verschiedenartigkeit pflanzlicher Stoffe und Lebensbedingungen erwarten, dass noch eine grosse Menge pflanzlicher Fermente entdeckt werden, welche stets zu besonderen Zwecken dienen; in einigen Fällen ist dies bereits geschehen, in anderen (wie dem bei den Saprophyten angedeuteten) liegt wenigstens die Nothwendigkeit bereits vor, in noch viel mehren die Möglichkeit. Es kann uns daher nun die Gegenwart des peptonbildenden Fermentes in den Secretionsorganen der Insektivoren nicht mehr frappiren; es ist eben nur ein Fall von vielen. Die Eigenschaft der insektenfressenden Pflanzen, stickstoffhaltige Substanzen aufzulösen, ist also nicht etwa etwas ganz allein ihnen Eigenthümliches, sondern jene Pflanzen besitzen nur ein Ferment in grosser Menge, aus Drüsen entwickelt, welches in den Blättern anderer Pflanzen zu fehlen pflegt; dasselbe Ferment ist aber auch schon in den keimenden Wickensamen aufgefunden worden, und thatsächlich haben es ja auch keimende Embryonen oft mit ganz analogen Verdauungsstoffen zu thun, wie die Insekten verdauenden erwachsenen Pflanzen.

In den Fällen, wo wir bei einigen der letzteren kein Pepton und keine Digestionsdrüsen fanden *(Aldrovanda, Utricularia, Sarracenia purpurea),* da erinnert nun so wie so, einstweilen wenigstens, die Zersetzung und Auflösung der gefangenen Insekten ganz an die Ernährungsweise von Saprophyten aus Humus oder von *Goodyera* aus faulenden Fichtennadeln; es ist wenigstens bis jetzt weder im einen noch im anderen Falle etwas bekannt, woraus man einen bestimmten chemischen Unterschied formuliren könnte. Als Charakter der insektenfressenden Pflanzen bleibt daher nur der Fangapparat übrig, der zugleich für Digestion der gefangenen Beute stets Sorge trägt, meistens durch Peptonsecretion.

Dieser Charakter muss auch mit Präcision inne gehalten werden, wenn es sich darum handelt, welche Pflanzen man zu den »insektenfressenden« zählen solle. Es sind in die zu Anfang dieser Schilderung zuzammengestellte Tabelle nur solche Pflanzen aufgenommen, welche nicht allein Fangapparate besitzen und die Verdauungsthätigkeit erwiesen haben, sondern auch bei denen bis zum Beweise des Gegentheils anzunehmen ist, dass diese [vielleicht auch ausserdem oder ursprünglich anderen physiologischen Zwecken dienenden] Apparate im Haushalt der Pflanzen eine stickstoffzuführende Tendenz haben, wenngleich es noch problematisch erscheint, ob diese Stickstoffzufuhr nothwendig ist. Alle diejenigen Pflanzen dagegen sind als zweifelhafte Insektivoren anhangsweise (und zwar in der Reihenfolge stetig abnehmender Wahrscheinlichkeit) aufgeführt, deren Organe

wol die Möglichkeit eines Insektenfanges gestatten, ohne dass dieser beabsichtigt erscheint, wenn man die bei den echten Insektenfängern darauf verwendeten kunstvollen Apparate mit deren Blättern vergleicht.

Es scheint nicht zweifelhaft, dass man von solchen Beispielen noch sehr viele auffinden wird, wie von *Martynia* mit drüsigen Blättern, dem *Elaphoglossum* mit drüsigem Stiel, oder der starken Schleimabsonderung der neuen Lebermoosgattung *Anomoclada*, welche dadurch Insekten zahlreich fängt, ohne dass sie eine besondere Verdauungsvorrichtung zu erkennen gäbe. Es liegen nun sogar schon einige Beispiele vor von solchen Pflanzen, welche aus Insekten oder Eiweisssubstanzen, die sich an ihren Drüsen festgesetzt hatten, etwas in Lösung gebracht und also verdaut haben (z. B. *Saxifraga*, *Pelargonium*); aber auch darauf scheint nur wenig Gewicht gelegt werden zu müssen, da ja nicht einmal die Peptonfermente ein alleiniges Charakteristicum der Insektivoren sind; besitzt eine drüsige Pflanze irgend einen Stoff in ihren Haaren, der im Stande ist, Stickstoffsubstanzen umzubilden und löslich zu machen, so wird dadurch für sie die erste Möglichkeit vorhanden sein, aus der Insektenwelt Nahrung zu entlehnen; ist ihr diese Eigenschaft nützlich, so ist vom Standpunkte DARWIN's aus dann auch die Möglichkeit gegeben, dass sie durch Naturzüchtung die drüsigen Organe ausbildet, welche ihr diese Nahrungszufuhr verschaffen. —

In jüngster Zeit erst sind durch Culturversuche mit *Droseren* Anstrengungen gemacht, eine präcise Antwort auf die Frage zu erlangen, ob die Insektennahrung sich in einer günstigen Wirkung äussere bei Vergleich der Samenmenge und der vegetativ erzeugten Vermehrungsorgane von gefütterten und ungefütterten Pflanzen. Diese Versuche sind in sehr mühsamer Weise von FRANCIS DARWIN [1878] und von KELLERMANN und RAUMER unter der Autorität von REESS [in der Botan. Zeitg. 1878, pag. 209 und 225] dargestellt, und namentlich die letzteren verdienen, als der Natur möglichst nachgeahmt, grosse Beachtung. Die Mittelzahlen aller Beobachtungsreihen stimmen darin überein, dass die mit Blattläusen oder Fleisch gefütterten *Droseren* die nicht gefütterten an Masse der erzeugten Blüthen und Samen übertreffen, und sie ergeben daher einen Nutzen von Insektennahrung. Doch sind immer noch viele einzelne der ungefütterten Pflanzen den gefütterten auch in den genannten Punkten voraus, und alle ungefütterten übertreffen letztere in den Mittelzahlen für die erzeugten Seitenknospen. Der Unterschied ist also immer noch nicht gross genug, um mit Rücksicht auf ihn die Insektennahrung als nothwendig zu bezeichnen. — Deswegen ist diese Frage über den Nutzen und die Nothwendigkeit der Insektennahrung noch nicht völlig erledigt und weiterer Untersuchung bedürftig; ist sie gelöst, dann kann man zu einer noch schärferen Abgrenzung der Insektivoren von denjenigen Pflanzen schreiten, welche nur zufällig mit ihren Organen und unbeabsichtigt einen Insektenfang machen; einstweilen ist diese Abgrenzung nur mit Berücksichtigung der auf die Apparate verwendeten Kunst möglich, und diese Betrachtungsweise kann irre führen. Als eine weitere Lücke, deren Ausfüllung zur genaueren Kenntniss unserer interessanten Pflanzen wünschenswerth wäre, kann die mangelhafte Kenntniss von der Absorption der gelösten animalischen Substanzen durch die Verdauungsorgane bezeichnet werden; wie die entstandene concentrirte Lösung veranlasst wird, durch die Drüsen oder durch die Epidermiszellen in das Innere des Blattes zurückzuwandern, und wie sie dort zur Ernährung weiter verwendet wird, ob der oft beobachtete Tod eines Blattes vielleicht etwas ähnliches ist, als wenn die Wurzeln einer Pflanze in zu salzreichem

Boden kein Wasser mehr aufzusaugen vermögen, das sind ebenso wichtige als interessante Fragen. —

Schluss.

Fassen wir den Inhalt dieser Abhandlung in den kürzesten Ausdruck zusammen, so können wir als Resultat unserer Betrachtungen hinstellen, dass es gewisse, Insektivoren genannte Pflanzen giebt, welche die Möglichkeit, nicht die Nothwendigkeit besitzen, mit verschiedenen dieser Absicht entsprechenden Organen kleine Thiere festzuhalten, ihre organisirten Substanzen löslich zu machen und dieselben zu absorbiren; dabei ist in der Regel ein bestimmtes Ferment thätig, wie es zum Unterschiede gegen andere pflanzliche Fermente im Thierreiche sehr allgemein, im Pflanzenreiche aber seltener sich verbreitet findet.

Es ist also hierdurch wiederum ein Unterschied, der sonst zwischen Thier- und Pflanzenreich aufgestellt wurde, gefallen, und es bleibt kaum ein anderer stichhaltiger Charakter dieser beiden grossen Reiche übrig, als dass die höheren Thiere ein Nervensystem, die meisten Pflanzen aber Chlorophyll besitzen; und da auch diese Unterschiede nicht für alle Pflanzen und für alle Thiere passen, so geht mit dem Fortschritt unserer Erkenntniss stets mehr die Einheit hervor, welche alle Organismen unseres Erdballs verbindet.

Die Gefässkryptogamen.

Von
Prof. Dr. Sadebeck.

I. Entwicklungsgeschichte.

1. Einleitung. Allgemeine Uebersicht des Entwicklungsganges.

Die Gefässkryptogamen, unter welchem Namen man die Farnkräuter, Schachtelhalme und Bärlappgewächse zusammenfasst, stellen diejenige Abtheilung des Pflanzenreiches dar, welche die scheinbar grosse Kluft zwischen den Blüthenpflanzen (Phanerogamen) und blüthenlosen Pflanzen (Kryptogamen) sowol morphologisch als phylogenetisch ausfüllt. Hat daher die Erforschung der Gefässkryptogamen von jeher einen ganz besonderen Reiz ausgeübt, so bietet dieselbe heute durch die Anregung der descendenztheoretischen Auffassungsweise ein noch erhöhteres Interesse.

Mit den Phanerogamen stimmen die Gefässkryptogamen sowol morphologisch als anatomisch in der Ausbildung der vegetativen Organe überein; sie sind die einzigen kryptogamischen Gewächse, welche es zu einer morphologisch scharfen Gliederung in Stamm, Blatt und Wurzel bringen, in welchen Organen auch ebenso wie bei den Phanerogamen die Leitung der Nahrungszufuhr durch capillare Röhren vermittelt wird. Indem jedoch diese Röhren nicht zerstreut in dem Grundgewebe auftreten, sondern in ganz bestimmter Anordnung zu Strängen (Fibrovasalsträngen) vereinigt sind, werden geschlossene, vom Grundgewebe differenzirte Gewebesysteme gebildet, in welchen das im Innern derselben gelegene Xylem (Holzkörper) von dem Phloëm (Basttheil) umgeben wird. Die mit Rücksicht hierauf als Gefäss- oder Leitbündel-Kryptogamen bezeichnete Abtheilung des Pflanzenreichs stellt daher echte Gefässpflanzen dar, welche als solche anatomisch den Anschluss der Phanerogamen deutlich darthun. Auf dieser anatomischen Beschaffenheit der Gefässkryptogamen basirt aber die Möglichkeit, dass dieselben es zu mächtigen, zum Theil baumartigen Formen bringen konnten, wie dies bereits die ältesten geologischen Befunde zeigen, in denen wir ebenso wie heute die oben mitgetheilten Hauptgruppen der Gefässkryptogamen bereits ausgeprägt finden, wenn auch freilich in anderen Gattungen.

Die ältesten der organische Ueberreste führenden Formationen, die cambrische und silurische, zeigen allerdings nur Meerespflanzen, besonders Algen, jedoch schon in der folgenden, der devonischen Formation schreitet die Vegetation zur Ausbildung der Gefässkryptogamen, welche in der vierten Formation

der palaeozoïschen Periode, in der Steinkohlenformation, wo auch die Nadelhölzer auftreten, ihren Höhepunkt erreicht. Hier kommen die Bärlappgewächse zu besonderer Entfaltung in ihren Riesenformen, den Siegelbäumen *(Sigillaria)* und den Schuppenbäumen *(Lepidodendron)*, welche nebst den Calamiten, baumartigen Schachtelhalmen, als vorherrschende Waldbildner anzusehen sind, während die Farne, obgleich zum Theil ebenfalls baumartig, besonders als Unterholz an der Waldvegetation Theil nehmen. Trotzdem zeigten die krautartigen Farne dieser Formation einen erstaunlichen Formen-Reichthum, wie z. B. die bisherigen Untersuchungen der europäischen Kohlenbecken dargethan haben. Die Artenanzahl der letzteren ist mehr als doppelt so gross, als die der recenten europäischen, welche nur etwa 130 zählen.

In der nächstfolgenden, der permischen Formation freilich hören die Gefässkryptogamen auf, in gleichem Maasse vorzuherrschen, wenn sie auch noch eine stattliche Entwicklung mehrerer ihrer Formen erlangen; in den folgenden Formationen jedoch treten sie allmählich mehr und mehr zurück. Die riesigen Bärlappgewächse, die Sigillarien und Lepidodendren verschwinden bereits in der permischen Formation gänzlich, und ihnen folgen allmählich die Calamiten, während die Riesenformen der Farne noch bis auf den heutigen Tag, wenn auch nur in den Tropen die Bedingungen für ihr Gedeihen gefunden haben. So ist es denn gekommen, dass die recenten Schachtelhalme und Bärlappgewächse im Verhältniss zu dem Artenreichthum der Farne heute sehr zurücktreten, der Art, dass besonders betreffs der Gattung *Lycopodium* die Ansicht nicht selten laut geworden ist, es sei dies ein im Aussterben begriffenes Genus.

Der Entwicklungsgang der Gefässkryptogamen ist jedoch nicht auf die im Allgemeinen mit einem Farnkraut, Schachtelhalm oder Bärlapp bezeichnete Pflanze beschränkt, sondern stellt zwei aufeinanderfolgende, individualisirte Entwicklungsglieder dar. Das eine derselben ist das die Sexualorgane erzeugende Glied des Entwicklungsganges. Auf ihm wird die Eizelle und somit auch der Embryo gebildet, welcher sich direct zu der die Leitbündel (Gefässe) führenden, beblätterten Pflanze entwickelt. Die letztere bildet die Sporen aus, in keinem Falle aber Sexualorgane und stellt daher das ungeschlechtliche Entwicklungsglied dar. Mit Rücksicht hierauf nimmt man auch noch vielfach an, dass die Gefässkryptogamen einen Generationswechsel durchmachen, welcher sich in eine geschlechtliche Generation (das Prothallium) und eine ungeschlechtliche Generation (die mit Gefässen versehene, beblätterte Pflanze) gliedert.

Das Prothallium ist in seiner ausgebildeten Form dem Thallus niedriger Lebermoose äusserlich nicht unähnlich; das der Farnkräuter erinnert sehr an *Pellia* das der Schachtelhalme an manche *Riccia*-Arten.

Das Prothallium entsteht direct aus der keimenden Spore und bildet sich entweder zu einem mit Wurzelorganen (Haarwurzeln) versehenen, sich selbst ernährenden Gewebekörper aus, von welchem die Sexualorgane ihre Entstehung nehmen (echte Farnkräuter, Schachtelhalme und Lycopodien), oder es tritt in mehr oder weniger rudimentärer Gestalt auf, nur auf eine oder sehr wenige Zellen beschränkt (Rhizocarpeen, Selaginelleen und Isoëteen); im letzteren Falle ohne das Vermögen, sich selbst zu ernähren.

Die Sexualorgane, durch deren Entwicklung und endliche Ausbildung die Gefässkryptogamen besonders deutlich ihre Verwandtschaft zu den Moosen darthun, nehmen bei den einzelnen Abtheilungen eine sehr verschiedene äussere Gestalt an; die weiblichen Organe, die Archegonien, deren flaschenförmige Gestalt

bei den Moosen noch vollkommen ausgeprägt, hier aber zum Theil verwischt ist, lassen jedoch stets einen Hals- und Bauchtheil sehr deutlich erkennen; im Innern des letztern die Embryonalzelle, das Ei. In der Entwicklung des zur Empfängniss fähigen Eies jedoch stimmen die Gefässkryptogamen nicht bloss mit den Moosen, sondern auch mit den Coniferen in der auffallendsten Weise überein. Bei jeder dieser Abtheilungen werden die für die weitere Entwicklung zum Embryo unnöthigen Theile des Eies kurz vor der Reife desselben in Form einer kleinen Zelle, der sog. Bauchkanalzelle abgestossen und so erst die Empfängnissfähigkeit der Eizelle bedingt.

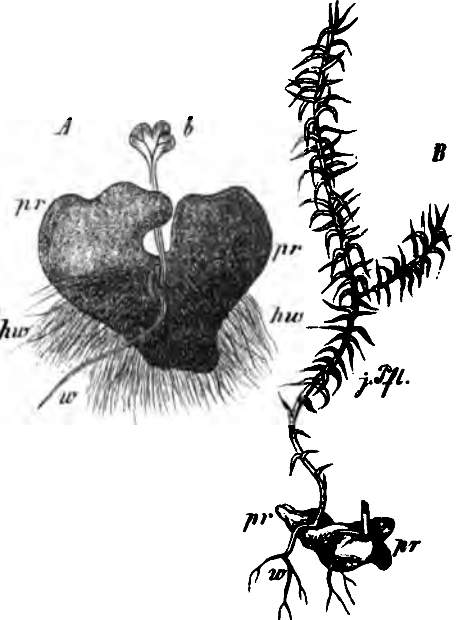


Fig. 1.
Prothallium eines Farnkrautes (A) und eines Bärlappgewächses (B), mit der jungen Pflanze. pr das Prothallium. A *Adiantum cuneatum*, Prothallium von der Unterseite gesehen nebst der jungen Pflanze, hw Haarwurzeln, b erstes Keimblatt, w erste Wurzel. An der Ursprungsstelle des ersten Blattes und der ersten Wurzel die Stammknospe nebst dem zweiten Blatte. Vergr. ungefähr 20. — B *Lycopodium annotinum*, L., nach FANKHAUSER, w erste Wurzel der jungen Pflanze. j. Pfl. junge Pflanze. Nat. Gr.

Die männlichen Organe werden durch die Antheridien (Fig. 7) dargestellt, denen die Aufgabe zufällt, die Spermazoïden (Fig. 7, 11, 12, 13, 14, 15) zu entwickeln, das befruchtende Element, das dem Inhalt des Pollenschlauches der Blüthenpflanzen physiologisch gleichwerthige Erzeugniss. Die Antheridien haben in den einzelnen Abtheilungen der Gefässkryptogamen eine verschiedene morphologische Bedeutung und sind daher auch äusserlich von sehr verschiedener Form. Sie treten entweder exogen als echte Trichome (bei den Farnkräutern) auf, oder endogen (bei den unterirdischen Prothallien der Ophioglosseen und Lycopodiaceen).

Die Befruchtung geht in gleicher Weise vor sich, wie bei den Moosen, nämlich dadurch, dass das Spermatozoïd mit dem im Archegonium befindlichen Ei (Embryonalzelle) conjugirt, worauf das letztere sich mit Cellulosemembran umgiebt und so die primäre Embryozelle darstellt. Indem darauf eine succedane Theilung nach Art von Kugeloctanten stattfindet — also wiederum eine unverkennbare Uebereinstimmung mit den Moosen — tritt nun jedoch abweichend von den letzteren eine weitergehende Differenzirung der Embryooctanten ein, welche eine den Blüthenpflanzen adaequate morphologische Gliederung in Stamm, Blatt und Wurzel zur Folge hat. Der junge Embryo wächst so zur beblätterten Pflanze heran, d. h. also zu einem Schachtelhalm, Farnkraut oder Bärlappgewächs.

Die auf diese Weise entstandene, beblätterte Pflanze stellt das zweite oder ungeschlechtliche Entwicklungsglied (Generation) dar. Ihm liegt es ob, die für die Keimung tauglichen Organe auszubilden, nämlich die Sporen, welche nach dieser Richtung hin mit dem Samen der Blüthenpflanzen verglichen zu werden pflegen. Die Anlage und Ausbildung der Sporen geschieht in besonderen

Behältern, den Sporangien, deren Entwicklung mit der der Sporen gleichmässig und gleichzeitig vor sich geht, indem das Reifwerden der Sporen mit der vollständigen Ausbildung des Sporangiums in den meisten Fällen zusammenfällt.

Die Anlage der Sporangien findet auf den Blättern, resp. Blattnerven, statt — mit Ausnahme der Selaginellen, wo sie auch in die Blattachsel hinabrückt — und ist stets als endogene zu betrachten, mag dieselbe auf mehrzellige Gewebegruppen oder nur auf eine einzige Zelle zurückzuführen sein. Auch im letzteren Falle ist die Urmutterzelle des Sporangiums nicht als Epidermiszelle anzusehen, sondern als Zelle des äussern Grundgewebes des fertilen Nerven. Wo die Sporangien sich auf eine Zelle zurückführen lassen, wird bei der Entwicklung derselben sehr bald eine Centralzelle erzeugt, aus deren Theilung 16 Sporenzellen hervorgehen. Wo jedoch die Sporangien von einer mehrzelligen Gewebegruppe ihren Ursprung nehmen, bilden sich gleichzeitig mehrere Centralzellen, durch deren Theilungen succedan die Sporenzellen gebildet werden, ohne jedoch wie im vorigen Falle die constante Anzahl, 16, innezuhalten.

Die reifen Sporen der Gefässkryptogamen, deren Entwicklung also eine Function der beblätterten Pflanze ist, treten in zwei morphologisch und physiologisch verschiedenen Modificationen auf. Die eine derselben ist die, dass nur eine Art von Sporen ausgebildet wird, bei der zweiten Modification werden zweierlei Sporen, grosse und kleine ausgebildet.

Aus den Sporen der ersten Modification geht bei der Keimung das Prothallium als sich selbständig ernährender Gewebekörper hervor, welcher erst nach vollständiger Entwicklung die Sexualorgane erzeugt. Hierbei tritt mitunter eine gewisse Neigung zur Dioecie auf, welche sich besonders scharf z. B. bei den Schachtelhalmen ausspricht, wo monoecische Prothallien zu den Seltenheiten gehören und normaler Weise wahrscheinlich nie als solche angelegt werden.

Bei den Sporen der zweiten Modification tritt die Dioecie in ausgeprägtestem Maasse hervor, indem daselbst die sexuelle Differenzirung bereits auf der beblätterten Pflanze eingeleitet wird und demnach durch die innere Beschaffenheit der Spore gegeben ist, welche sich auch äusserlich durch die verschiedene Grösse zu erkennen giebt. Die grossen Sporen, Makrosporen, stellen hier zugleich die weiblichen, die kleinen Sporen, Mikrosporen, die männlichen Sporen dar.

Diese Verschiedenheit in der Ausbildung der Sporen wurde früher, als man die morphologischen und entwicklungsgeschichtlichen Beziehungen weniger ins Auge fasste, für die Eintheilung der Gefässkryptogamen überhaupt benutzt. Man trennte die Gefässkryptogamen in solche mit einerlei Art von Sporen, isospore, und in solche mit zweierlei Sporen, heterospore Gefässkryptogamen. Zu den isosporen Gefässkryptogamen gehörten demnach die *Filices* (Farnkräuter), Equisetaceen (Schachtelhalme) und Lycopodiaceen (echte Bärlappgewächse); die heterosporen Gefässkryptogamen dagegen umfassten die Familien der Rhizocarpeen, Selaginelleen und Isoëteen.

2. Bau der reifen Sporen.

Obgleich die in der Einleitung bereits geschilderten zwei Modificationen der Sporen von mehr untergeordneter Bedeutung sind für die dem heutigen Standpunkt der Wissenschaft entsprechende Auffassung der Verwandtschaftsverhältnisse der Gefässkryptogamen, so wird es doch richtiger sein, bei der vergleichenden Betrachtung der Sporen und Prothallien diese beiden Modificationen

der Sporen auseinanderzuhalten. Es werden daher im Nachstehenden zuerst die Sporen und Prothallien der isosporen Gefässkryptogamen behandelt werden.

Abgesehen von der Art und Weise der Entwicklung zeigen die reifen Sporen der Farne und Lycopodiaceen die auffallendste Uebereinstimmung, während die Sporen der Equiseten durch das Auftreten der Elateren schon auf den ersten Blick verschieden erscheinen; die letzteren werden daher eine getrennte Darstellung verlangen.

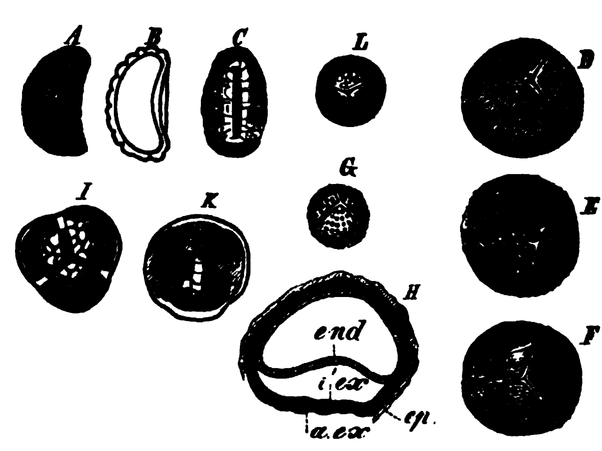


Fig. 2.
A—C. Reife, bilaterale (nierenförmige) Sporen von *Polypodium vulgare*, L. Vgr. 290. A Oberflächenansicht, von der Seite gesehen. B dieselbe Spore in gleicher Lage, aber im optischen Längsschnitt, die beiden Schichten des Exosporiums, das Endosporium und die Dehiscenzleiste zeigend. C Scheitelansicht, gegen A um 90° gedreht. Die auf der Leiste liegende Dehiscenzspalte durchzieht fast die ganze Länge der Spore.

D. Reife, tetraëdrische, radiäre Spore von *Osmunda regalis*, L. Vgr. 290. Scheitelansicht. Die Dehiscenzspalten, welche an der im Mittelpunkt der kugeligen Mutterzelle gelegenen Tetraëderspitze zusammentreffen, liegen in einer Rinne.

E—F. Reife, radiäre Sporen von *Ceratopteris thalictroides*, BRONGN. Vgr. 150. Nach KNY (Die Entwicklung der Parkeriaceen. Taf. I [XVIII] Fig. 1 und 2). E von der Aussenfläche gesehen. F die Scheitelansicht, die Dehiscenzspalte liegt hier in den am Scheitel (Spitze des Tetraëders) zusammentreffenden Dehiscenzleisten. Die Verdickungen des Exospors bewirken leistenförmige Protuberanzen auf der Oberfläche der Spore.

G—H. Reife Sporen von *Angiopteris pruinosa* β *hypoleuca*, MIG., nach JONKMAN (Die Entwicklungsgeschichte des Prothalliums der Marattiaceen. Bot. Ztg. 1878. Taf. V.) G Scheitelansicht; radiäre Spore. Vgr. 500. H Durchschnitt der Spore, end Endosporium, i' ex innere Schicht des Exosporiums, a. ex äussere Schicht des Exosporiums, ep Episporium (Perisporium). Vgr. 950.

I—K. Zwei Sporentetraden von *Lycopodium inundatum* aus einem und demselben Sporangium, noch in der Mutterzelle. Bei I die Bildung der tetraëdrischen Sporen, bei K die Bildung der bilateralen Sporen veranschaulichend. Vgr. 290.

L. Reife, tetraëdrische Spore von *Lycopodium inundatum*, Scheitelansicht. Die am Scheitel zusammenstossenden Dehiscenzspalten auf einer sehr ausgebildeten Dehiscenzleiste.

Die reifen Sporen der Farne und Lycopodien sind einzellige, mehr oder weniger der Gestalt einer Kugel oder eines Eies sich nähernde Körperchen, welche mit leisten- oder warzenartigen Vorsprüngen versehen sind, und deren Grösse je nach den einzelnen Gattungen und Arten nicht unbedeutenden Schwankungen unterworfen ist. Im Allgemeinen jedoch kann man annehmen, dass für den Längsdurchmesser die Grenzen von 0,027 Millim. (Marattiaceen) bis 0,158 Millim. *(Ceratopteris)* nicht wesentlich überschritten werden. Die Sporenhülle besteht aus zwei, meist auch ohne vorherige Anwendung von Reagentien deutlich zu erkennenden Häuten, einer inneren, dem Endosporium, und einer äusseren, dem Exosporium. Das Endosporium, welches den protoplasmatischen Inhalt der Spore direct umgiebt, ist eine äusserst dünne, aus Zellstoff bestehende

Haut, welche auch in den meisten Fällen die Cellulosereaction (Blaufärbung durch Chlorzinkjodlösung oder durch Behandlung mit Schwefelsäure und Jod) deutlich zeigt. Im Gegensatz zu dem sehr dünnhäutigen Endosporium ist das Exosporium cuticularisirt und mit vielen warzenartigen oder leistenförmigen Verdickungen versehen, welche bei der reifen Spore mehr oder weniger gleichmässig angeordnet der Aussenseite des Exosporiums aufgelagert erscheinen. In den meisten Fällen besteht das Exosporium aus mehreren Schichten; keine derselben zeigt jedoch Cellulosereaction; bei der Behandlung mit Kalilauge wird das Exosporium in allen seinen Schichten goldgelb gefärbt und bei der Keimung zersprengt und abgeworfen (man vergl. darüber den betreffenden Passus über die Keimung). Durch diese Unterschiede ist das Exosporium von dem Endosporium stets ausreichend charakterisirt.

In der neueren Zeit ist der Bau der Sporen von TSCHISTIAKOFF (Bot. Ztg. 1875. Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle) auch entwicklungsgeschichtlich untersucht worden. Danach nimmt TSCHISTIAKOFF für die Polypodiaceen, von denen *Aspidium falcatum* genauer untersucht worden ist, an, dass die reifen Sporen derselben aus drei verschiedenen Häuten bestehen. Es sind diess: 1. das Episporium (= dem Exosporium der übrigen Autoren; braun und von kleinen Falten durchzogen, niemals Cellulosereaction zeigend und sich leicht von der darunter liegenden Membran ablösend), 2. das Exosporium (= dem Endosporium der Autoren; liegt unter dem Episporium, ebenfalls ohne Cellulosereaction, und besteht aus zwei Schichten; wenn das Episporium fehlt, ist das Exosporium von Schwielen und Grübchen durchzogen; es unterscheidet sich von den anderen Häuten durch die goldgelbe Färbung bei Anwendung von Aetzkali), 3. das Endosporium (unmittelbar unter dem Exosporium; es besteht aus Cellulose und lässt sich sehr leicht von dem Exosporium, sehr schwer aber von dem Inhalt der Spore loslösen. Nach der Entstehungsweise unterscheidet TSCHISTIAKOFF endlich noch zweierlei Arten von Episporien, nämlich: 1. das Perisporium (oder das eigentliche Episporium), welches aus der innersten Schicht der Specialmutterzellen hervorgegangen ist und sich bei den Polypodiaceen stets finden soll, und 2. das Pseudoepisporium, welches sich aus der die Specialmutterzellen umgebenden Masse, dem Pseudoëpiplasma (man vergl. darüber den betr. Passus) gebildet haben soll und für *Angiopteris longifolia* angegeben wird. Bei *Lycopodium alpinum* dagegen hat TSCHISTIAKOFF gar kein Episporium, sondern nur ein Exospor und ein Endospor gefunden.

Es mag ja allerdings mit Bezug auf die Entwicklungsgeschichte Manches für sich haben, die beiden von TSCHISTIAKOFF vorgeschlagenen Bezeichnungen »Perisporium« und »Pseudoepisporium« beizubehalten. Es hat sich jedoch gerade für das letztere, welches fast ausnahmslos bei den Makrosporen und Mikrosporen der Gefässkryptogamen vorkommt, der Ausdruck »Episporium« eingebürgert, so dass ich Anstand genommen habe, denselben mit der Bezeichnung »Pseudoepisporium zu vertauschen.

Dass das Exosporium TSCHISTIAKOFF's jedoch dem Endosporium der Autoren entspreche, kann keinesfalls als richtig angesehen werden. Es ist vielmehr nach den von TSCHISTIAKOFF selbst angegebenen chemischen Reactionen unzweifelhaft, dass das Exosporium TSCHISTIAKOFF's identisch ist mit dem Endosporium der Autoren. Die einzige Angabe, welche TSCHISTIAKOFF zu diesem Irrthum verleitet haben könnte, ist die von KNY gegebene, allerdings sehr auffallende, dass die Blaufärbung des Endosporiums der *Osmunda regalis* weder durch Chlorzinkjod-

lösung, noch durch Schwefelsäure und Jod erreicht werden konnte. Das Perisporium berstet oft schon bei der vollständigen Reife der Spore und wird alsdann abgeworfen, so dass es allerdings wahrscheinlich ist, dass dasselbe mehrfach übersehen wurde.

In der äussern Gestalt der Sporen der Farne und Lycopodien treten im Wesentlichen zwei Modificationen auf, die der radiären und die der bilateralen Sporen, welche durch die Art und Weise der Entwicklung der Spore aus der Sporenmutterzelle bedingt sind. Da sich nun aus der kugeligen Sporenmutterzelle stets 4 Sporen entwickeln, welche unter einander annähernd congruent sind, so ist mathematisch nur ein zweifacher Theilungsmodus möglich, indem ja unter der Voraussetzung der Congruenz der vier Sporen jede derselben bis an den Mittelpunkt der kugeligen Sporenmutterzelle reichen muss. (Fig. 2. I—K.) Der eine Fall ist der, dass die Sporenmutterzelle nach Art von Kugelquadranten, also succedan zerlegt wird, wie z. B. bei vielen Arten der Gattungen *Polypodium* und *Aspidium;* im anderen Falle theilt sich die Sporenmutterzelle simultan in vier Kugeltetraëder, deren Spitzen in dem Mittelpunkte der Kugel liegen, deren Grundfläche aber ein Theil der Kugeloberfläche ist, während die am Scheitel zusammenstossenden Kanten des Tetraëders Kugelradien sind. Mit Rücksicht auf diesen letzteren Punkt werden die kugeltetraëdrischen Sporen als radiäre, die kugelquadrantischen dagegen als bilaterale bezeichnet, da dieselben in der That nur zwei ebene, einander gegenüberliegende Flächen besitzen. In beiden Fällen jedoch ist bei der Entwicklung der Spore bis zur Reife derselben die Neigung vorhanden, die anfangs zum Theil scharfen Kanten abzurunden und es nehmen daher oft die radiären Sporen Kugelgestalt an, die bilateralen dagegen eine mehr oder weniger deutlich nierenförmige Gestalt, wobei in dem letzteren Falle die ursprünglich geradlinige Kante etwas concav wird. Bei den Hymenophyllaceen, Cyatheaceen und Ophioglosseen sind bis jetzt ausnahmslos nur radiäre Sporen beobachtet worden, bei den Polypodiaceen und wahrscheinlich auch bei den Schizaeaceen und Gleicheniaceen wechseln je nach den verschiedenen Gattungen radiäre und bilaterale Sporen ab. Bei den Marattiaceen und einigen Arten der Gattung *Lycopodium,* z. B. *Lycopodium Selago* und *inundatum* finden sich radiäre und bilaterale Sporen nicht nur bei einer und derselben Art, sondern häufig auch in einem und demselben Sporangium.

Aeusserlich ganz abweichend von den Sporen der Farnkräuter und Lycopodiaceen sind die Sporen der Equiseten gestaltet. Im reifen Zustande, in welchem sie fast ausnahmslos eine ziemlich ausgebildete Kugelgestalt annehmen, zeigen sie allerdings eine deutliche Differenzirung ihrer Membran in ein Exosporium und ein Endosporium. Zum Unterschiede von den Sporen der übrigen Gefässkryptogamen jedoch sind sie nun noch von zwei spiraligen Bändern umschlungen, den sog. Elateren (Schleudern), welche an ihren Enden spatelförmig erweitert sind und auf ihrer Aussenseite eine auffallende, das Band unter schiefem Winkel treffende Streifung zeigen. (Man vergl. Fig. 5). Beim Trockenwerden rollen sich dieselben auf und stellen dann ein vierarmiges Kreuz dar. Vermöge ihrer bedeutenden Hygroskopicität jedoch genügt z. B. ein leiser Hauch auf den Objectträger, um in ihnen die Neigung wieder hervorzurufen, sich zusammenzurollen. Die gesammte Spore wird in Folge dessen in oft sehr lebhafte Bewegung versetzt, welche übrigens meist schon mit dem Aufrollen der Elateren beginnt. Mit Chlorzinkjodlösung werden die Elateren schön violett blau gefärbt, während die beiden anderen Membranen keine deutliche Reaction zeigen.

Die Sporen selbst sind denen von *Osmunda* am ähnlichsten, mit denen sie in der grünen Färbung und sonstigen Beschaffenheit des Sporeninhaltes übereinstimmen. Auch das wenig cuticularisirte, ungefärbte und daher durchsichtige Exospor finden wir hier ebenfalls.

Ueber die genetischen Beziehungen der Elateren stimmen die Ansichten der Beobachter nur insofern überein, dass dieselben durch spiralige Verdickungen der äussersten, das Exosporium in der Jugend noch umgebenden Haut entstanden sind. Ueber die Entstehung dieser äussersten, also dritten Haut jedoch gehen die Ansichten auseinander. TSCHISTIAKOFF (Bot. Zeitg. 1875, p. 37) ist der Ansicht, dass die Elateren aus der die Specialzelle umgebenden Masse (von ihm mit Pseudoepiplasma benannt) hervorgegangen sind und bezeichnet daher die Elateren direct als das Pseudoepisporium (man vergl. darüber den betr. Passus). Auch RUSSOW (vgl. Unters. d. Leitbündelkryptogamen. St. Petersburg 1872, p. 149) ist, besonders mit Berücksichtigung der analogen Entstehungsweise der *Marsilia*-Sporen der Ansicht, dass die Elaterenmembran, wenn nicht wie das Episporium der *Marsilia*-Sporen der hyalinen Hülle der Spore um- oder aufgelagert, so doch aus der Gallerthülle (der umgewandelten Specialmutterzellhaut) unter Einfluss des umgebenden Protoplasmas gebildet werde. Ein Wachsthum der besagten Membran durch Vermittelung des in der Spore befindlichen Protoplasmas hält RUSSOW hier ebenso wie bei *Marsilia* für unmöglich. Den Auseinandersetzungen RUSSOW's und TSCHISTIAKOFF's liegt also die Ansicht zu Grunde, dass die Elaterenmembran die letzte der drei succedan gebildeten Membranen sei. Ganz entgegengesetzt diesen Angaben sind die Mittheilungen, welche SACHS, (Lehrb. d. Bot. 4. Aufl. p. 400) macht, wonach die Elaterenmembran gerade die erste der drei succedan entstehenden Hautbildungen ist. Nach SACHS ist die Entstehung der drei Sporenhäute folgende: Die Ausbildung der Equisetensporen, nachdem sie durch Viertheilung ihrer Mutterzellen als nackte Primordialzellen entstanden sind, geht in der Weise vor sich, dass zunächst eine äussere, nicht cuticularisirte, quellungsfähige Haut gebildet wird, die später in zwei Schraubenbänder aufreissend die sog. Elateren darstellt; bald darauf entstehen nach einander noch eine zweite und dritte Haut. Alle drei liegen anfangs dicht aufeinander, wie Schichten (Schalen) einer Haut; aber schon jetzt hebt sich, wenn die Spore im Wasser liegt, die äussere von den anderen beiden (innen liegenden) quellend ab. Auch an der frischen, eben in destillirtes Wasser gelegten Spore sind die drei Häute leicht zu unterscheiden, indem (z. B. bei *E. limosum*) die äussere farblos, die darauf folgende hellblau und die innerste gelblich erscheint. Bei weiterer Entwicklung hebt sich die äussere Haut wie ein weites Hemd von der Spore ab und zugleich treten nun die ersten Anzeichen der Elaterenbildung auf. Der optische Längsschnitt zeigt, dass die schraubigen Verdickungsbänder dieser Haut nur durch sehr schmale und sehr dünne Hautstellen getrennt sind; diese dünnen Streifen verschwinden endlich ganz und die dickeren Partieen treten (in trockener Umgebung) als zwei Schraubenbänder auseinander. Nach dieser Darstellung entsprechen also die Elateren keineswegs einem Episporium, wie TSCHISTIAKOFF und RUSSOW es annehmen; weitere, vergleichende Untersuchungen wären daher zur Klarlegung dieses Punktes äusserst wünschenswerth.

3. Die Keimung.

Die Keimung der isosporen Gefässkryptogamen beginnt damit, dass der Inhalt der Sporen in Folge von Wasseraufnahme aufquillt; das Endosporium, welches diffusibel und dehnbar ist, wird dabei bedeutend ausgedehnt, das Exosporium dagegen, welches wenig oder gar nicht ausdehnungsfähig ist, wird, gleichgiltig, ob es aus einer oder aus mehreren Schichten besteht, dadurch zersprengt und endlich abgeworfen. Das Platzen des Exosporiums findet bei den radiären Sporen fast ausnahmslos in den drei Kanten statt, welche an der Spitze der nach den Arten und Gattungen mehr oder weniger deutlich tetraëdrischen Spore zusammentreffen, während die sphärische Grundfläche des Tetraëders stets unverletzt bleibt. Bei der Entwicklung der radiären Sporen fällt die Spitze des Tetraëders stets mit dem Mittelpunkt der kugeligen

Sporenmutterzelle zusammen und ist daher anfangs stets etwas zugespitzt. Später wird die äussere Gestalt des Tetraëders oft durch eine merkliche Annäherung an die Kugelgestalt sehr verwischt, trotzdem ist sie dadurch sehr deutlich erkennbar, dass an den an der Spitze zusammentreffenden Kanten meist enge Spalten sich bilden, welche schon bei Behandlung mit sehr verdünnter Kalilauge deutlich auseinander weichen. Oft liegen diese Spalten, wie z. B. bei den Osmundaceen in einer Art Rinne (Fig. 2, D), bei den Sporen der Cyatheaceen, der Schizaeaceen und der Mehrzahl der radiären Sporen der Polypodiaceen dagegen in leistenförmigen Hervorragungen der äusseren Sporenhaut. Dieselben werden daher, im Gegensatz zu den anderen leistenartigen Verdickungen auf der Aussenseite des Exospors nicht mit Unrecht mit Dehiscenzleisten bezeichnet (Fig. 2, B, F, L). — Bei den bilateralen Sporen dagegen, wie z. B. bei denen des *Polypodium vulgare* öffnet sich das Exosporium nur durch einen einzigen Riss, welcher in der ursprünglich geradlinigen Kante der Spore liegt und bei der Reife derselben ebenfalls schon durch einen, wenn auch engen Spalt angedeutet ist (Fig. 2, B, C). Bei den Sporen der Equiseten endlich zerplatzt das Exosporium in zwei hohlkugelige Klappen (Fig. 5, B); vorher jedoch findet sich an der reifen Spore keinerlei Andeutung der Stelle, an welcher das Zerbersten vor sich geht. Auch scheint das verhältnissmässig weniger stark cuticularisirte Exosporium der Equiseten längere Zeit der Ausdehnung des Endosporiums zu folgen, als es bei den Farnen der Fall ist. Das Exosporium der Equiseten berstet meist erst, wenn die Spore um etwa $\frac{1}{8}$ ihres ursprünglichen Volumens zugenommen hat.

Die Veränderungen, welche der Inhalt der Spore kurz vor dem Zersprengen des Exosporiums erfährt, entziehen sich bei den meisten Farnsporen der directen Beobachtung, da das cuticularisirte und meist dunkel gefärbte, also gänzlich undurchsichtige Exosporium eine solche verhindert. Bei den Sporen der Osmundaceen, Hymenophyllaceen und Equiseten jedoch ist das Exosporium stets farblos und weniger cuticularisirt, und demnach — besonders bei den Osmundaceen — durchsichtig. Der Inhalt der reifen Sporen der zuletzt genannten Familien lässt einen reichlichen Gehalt an Chlorophyll erkennen, welches in wolkigen Massen um den als heller Fleck erscheinenden Zellkern gelagert ist. Jedoch schon in den ersten Tagen nach der Aussaat nimmt das Chlorophyll Körnerform an, oft auch erst nach dem Zerbersten des Exosporiums, welches meist nach dem dritten Tage nach der Aussaat einzutreten pflegt. Die näheren Angaben darüber vergleiche man für *Osmunda regalis* bei Kny (Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Farnkräuter in Jahrb. f. wiss. Bot. VIII. Bd.); für *Todea superba* dagegen giebt Luerssen an (zur Keimungsgeschichte der Osmundaceen, vorzüglich der Gattung Todea; Mittheil. aus d. Gesammtgeb. d. Bot., herausgeben von Schenk und Luerssen), dass in den reifen Sporen sich in der Regel schon körniges Chlorophyll befindet. Bezüglich der Hymenophyllaceen theilt Prantl für *Trichomanes speciosum* (Untersuchungen zur Morphologie der Gefässkryptogamen, I. 1875) mit, dass die erste Veränderung, welche die keimende Spore erfährt, das Aufspringen des Exosporiums an den Scheitelkanten ist, welches bedingt ist durch eine Volumenzunahme der vom Endosporium umschlossenen Zelle, in welcher sich auch der plasmatische Inhalt ordnet und aus der anfangs gleichmässig grünen Masse Chlorophyllkörner sich aussondern. Auch die keimenden Sporen der Equisetaceen und der Marattiaceen zeigen in der Differenzirung der grünen plasmatischen Masse zur Körnerform grosse Uebereinstimmung mit *Osmunda* und *Trichomanes*. Die

ersten Anzeichen der Keimung treten bei den Equiseten jedoch oft schon nach Verlauf von kaum 24 Stunden, bei *Marattia* dagegen nach 7—8 Tagen, bei *Angiopteris* nach 5—6 Tagen ein; auch hier beginnen die Sporen dann Chlorophyll zu entwickeln, welches erst in wolkigen Massen, später in Körnerform auftritt. Bald nachdem dies geschehen, vermag auch hier das Exosporium der Volumenzunahme nicht mehr zu folgen und berstet. Wir werden daher ganz allgemein sagen können, dass die Keimung der Sporen mit einer Differenzirung des Sporeninhaltes beginnt.

Was den Inhalt der *Osmunda*sporen anlangt, so ist noch bemerkenswerth, dass das Plasma derselben eine Anzahl farbloser, glänzender, fettartiger Tröpfchen enthält, welche sich bei Behandlung mit Aether und Alkohol nicht lösen, sondern im Gegentheil zu grösseren Tropfen zusammenfliessen und sich grün färben. KNY hält es daher mit Recht für zweifelhaft, ob dieser Stoff wirklich den fetten Oelen angehört. Es gilt dies übrigens auch ziemlich allgemein von den fettartigen Körperchen, welche oft in grosser Menge sich in den Sporen der Farne finden, oft sogar die Spore gänzlich auszufüllen scheinen. Für die Auffassung, wie es möglich ist, dass die Sporen behufs der Keimung trotz des oft stark cuticularisirten Exosporiums Wasser in das Innere aufnehmen, ist in Betracht zu ziehen, dass das Exosporium ausser den an den ursprünglich geradlinigen Kanten befindlichen Spalten (man vergl. oben) in einigen Fällen, wie z. B. bei *Gymnogramme leptophylla*, *Hemitelia* u. s. w. wirkliche Tüpfel enthält, welche bis zum Endosporium reichen und also eine vollständige Durchbohrung des Exosporiums zeigen. Bei den Sporen von *Equisetum* dagegen, wo weder derartige Spalten noch Tüpfel in dem Exosporium zu finden sind, ist das letztere nur wenig cuticularisirt, so dass dasselbe der Diffusion des Wassers wol kaum erhebliche Hindernisse entgegensetzt.

Die Keimfähigkeit der Farnsporen ist im Allgemeinen von ziemlich langer Dauer und kann sich unter nicht zu ungünstigen Verhältnissen oft viele Jahre hindurch erhalten, wie sich das aus der durch mehrfache Versuche bestätigten Thatsache ergiebt, dass Farnwedel, welche 10—20 Jahre im Herbarium aufbewahrt worden waren, noch keimfähige Sporen enthielten. Eine Ausnahme hiervon bilden die grünen Sporen der Osmundaceen und der Hymenophyllaceen, welche nur wenige Tage keimfähig bleiben und darin also mit den ebenfalls grünen Sporen der Equiseten übereinstimmen. Die reifen Sporen der meisten anderen Filicineen dagegen bedürfen einer grösseren Ruheperiode, ehe sie im Stande sind, zu keimen. Die letzteren sind also im Sporangium physiologisch noch nicht so weit vorgebildet, dass sie aus der inneren plasmatischen Masse sofort Chlorophyll entwickeln können. Die Sporen der Lycopodien, von denen bis jetzt nur *Lycopodium inundatum* untersucht worden ist, haben nach den Mittheilungen DE BARY's (man vgl. S. 178) das Vermögen, sofort zu keimen, da aus den im September ausgesäeten Sporen bereits nach 9 Tagen ein siebenzelliges Prothallium hervorgegangen war. Jedoch ist hierbei in Betracht zu ziehen, dass erst die im März ausgesäeten Sporen zahlreichere Prothallien hervorbrachten, die Keimungsfähigkeit also offenbar durch die Ruheperiode während des Winters erhöht worden ist.

Was die Keimungsbedingungen anlangt, so ist in erster Linie der Einfluss des Lichtes in Betracht gezogen worden. Intensives Sonnenlicht oder diffuses Tageslicht sind für die Keimung selbst von nur untergeordneter Bedeutung; dagegen deuten mehrfache Beobachtungen darauf hin, dass das intensive Sonnenlicht die Ausbildung der Prothalliumfläche der Art begünstigt,

dass dieselbe sofort angelegt wird, ohne vorherige Bildung eines Prothalliumfadens. So z. B. bei *Polypodium vulgare* (man vergl. S. 170). Die Angaben BORODIN's und KNY's, dass die Sporen im Dunkeln nicht keimen und dass das Licht für das Zersprengen des Exosporiums nöthig sei, sind durch weitere Beobachtungen GÖPPERT's und SCHELTING's (Schriften der Kaiserl. Neuruss. Universität Odessa, XVII) nicht bestätigt worden. GÖPPERT (Sitzungsber. des internat. Congresses zu Petersburg, 1869) wählte ebenso wie KNY die Sporen von *Osmunda* zum Versuchsobjekt und säete im Juni 1868 *Osmunda gracilis* und *regalis* aus; dieselben keimten sämmtlich schon nach 6 Tagen mit grünem Prothallium, besonders die von *O. regalis*. Ausser vielen flachen, nierenförmigen Prothallien entwickelten sich alsdann auch viele mit sehr langen, bandförmigen Prothallien bis zu 5 Millim. Länge und etwa $\frac{1}{2}$—$\frac{2}{3}$ Millim. Breite, welche keine Archegonion, wol aber am Rande zahllose Antheridien trugen. Zu einem ähnlichem Resultate führten auch die Untersuchungen SCHELTING's, welcher besonders *Aneimia Phyllitidis*, *Pteris aquilina*, *Aspidium filix mas* und *Aspid. falcatum* nach dieser Richtung hin untersucht hat. SCHELTING fand, dass die untersuchten Farnsporen auch in der Dunkelheit keimen, sich jedoch in der Ausbildung des Vorkeims wesentlich von den am Licht erzogenen unterscheiden, dadurch, dass sie es nie zur Bildung einer Zellfläche bringen, sondern nur Zellfäden erzeugen, welche sich wol auch manchmal verzweigen, selten aber bis zu mehr als acht Zellen es bringen.

Auch die Sporen der Equiseten vermögen bei absoluter Dunkelheit zu keimen. Jedoch nur die ersten Stadien der Keimung gehen hierbei in gleicher Weise vor sich, wie bei vollem Lichtzutritt, wenn auch freilich bedeutend langsamer. Das Exospor wird auch hier zersprengt (zweiklappig) und die Differenzirung in die primäre Prothalliumzelle und erste Haarwurzelzelle erfolgt ganz normal (man vergl. S. 174). Hiermit aber wird in den meisten Fällen das Wachsthum sistirt, nur in sehr wenigen Ausnahmefällen schreitet es zur Bildung von 2—3 Zellen vor, um jedoch alsdann gänzlich aufzuhören. Das Chlorophyll beginnt nun zu verschwinden und die Prothallien zeigen sämmtlich die deutlichsten Anzeichen des Absterbens.

Meine frühere für *Equisetum arvense* gemachte, dem entgegengesetzte Angabe (Sitz.-Ber. d. Ges. naturforsch. Fr. z. Berlin 1875) habe ich bei weiteren Versuchen nicht in dem Maasse bestätigt gefunden, wenigstens nicht für *Equisetum palustre* und *E. limosum;* es wären daher erst weitere Untersuchungen zur Klarlegung dieses Punktes nöthig. Ich mache hierauf ganz ausdrücklich aufmerksam, da es sich bei den Keimungsversuchen von *E. palustre* und *limosum* für beide Arten übereinstimmend ergeben hat, dass die erste Ausbildung des Prothalliums schon dann eine von der normalen verschiedene ist, wenn die Aussaaten an einen schattigen Ort gebracht werden (man vergl. S. 177).

Die Höhe der Temperatur, welche für die Keimung der Farnsporen erforderlich ist, muss selbstverständlich bei den einzelnen Farnspecies (je nach ihrer geographischen Verbreitung) eine sehr verschiedene sein, ist jedoch andererseits bei den unter gleichen Bedingungen gedeihenden Arten ziemlich dieselbe. Damit ist jedoch nicht ausgeschlossen, dass die Farnsporen nicht auch bei höherer Temperatur, als der unbedingt für die Keimung nothwendigen noch keimen können; bei *Aneimia Phyllitides* beginnt sogar die Keimung bei 30° C. früher, als bei 18°, welches als die Normaltemperatur für die Keimung und Kultur der Farne in den meisten Gärten angesehen wird.

Als weitere Keimungsbedingung ist noch hervorzuheben: Genügende

Feuchtigkeit, welche jedoch nicht bloss das Substrat, sondern auch die dasselbe umgebende Atmosphäre enthalten muss.

In der Regel wird für die Farne Torf als Aussaat-Substrat angewendet; noch grössere Vortheile jedoch gewährt, wie ich mich in der letzten Zeit wiederholt überzeugt habe, gute Walderde, welche behufs genügender Zuführung von Feuchtigkeit in sehr kleine Töpfe gebracht wird, deren untere Hälfte mit poröser Kohle angefüllt ist. Für das Gelingen der Kultur ist eine stark feuchte Atmosphäre dringend erforderlich, es werden die Aussaattöpfe am besten mit Glasglocken bedeckt, und es wird sogar in Glashäusern, wo die Aussaaten in grösserer Menge bewerkstelligt werden, nöthig sein, die Aussaattöpfe noch in besonderen Glaskästen unterzubringen. Die Wasserzufuhr darf während der Zeit der Keimung und der ersten Entwicklung in keinem Falle durch eine Benetzung von oben her bewirkt werden: es genügt vielmehr vollständig, dass von Zeit zu Zeit der Untersatz des Aussaattopfes mit Wasser angefüllt wird, da auf diese Weise durch die Wirkung der Capillarität eine völlig ausreichende Menge Feuchtigkeit auch der Oberfläche des Aussaattopfes zugeführt wird. Für die Aussaat der Equiseten eignet sich an Stelle der Walderde besser ein stark lehmhaltiges Substrat, welches am besten von dem Orte genommen wird, wo die erwachsenen Pflanzen gefunden wurden, eine Regel, welche übrigens nicht bloss für die Equiseten, sondern überhaupt eine allgemeinere Geltung haben dürfte. Bemerkenswerth ist es jedoch für die Equiseten, dass die erten Stadien der Keimung auch bei den auf Wasser ausgesäeten Sporen in normaler Weise eintreten; nach Verlauf von 7—10 Theilungen aber sistiren solche Vorkeime ihr weiteres Wachsthum gänzlich. — Wenn jedoch auch bei den auf geeignetem Substrat angestellten Aussaaten der Equiseten bis jetzt nur sehr ungünstige Culturerfolge erzielt worden sind, so ist der Grund hierfür vornehmlich in äusseren Einflüssen zu suchen und besonders in dem der Entwicklung der Equiseten-Prothallien hinderlichen Auftreten von niederen Kryptogamen, Pilzen und Algen. Näheres vergl. man darüber auf S. 177.

4. Das Prothallium.

a) Die Farne.

Das Prothallium der Farnkräuter entsteht direct aus der keimenden Spore und ist (mit Ausnahme der Ophioglosseen und *Gymnogramme sulfurea*, s. u.) meist lebhaft grün. Die äussere Gestalt des Prothalliums, je nach den einzelnen Abtheilungen mehr oder weniger erheblichen Schwankungen unterliegend, ähnelt entweder in dem Zellfaden *(Trichomanes)* den Vorkeimen der Laubmoose oder in der Ausbildung der Zellfläche (die übrigen Filicineen ausser den Ophioglosseen) dem Thallus der laubigen Lebermoose, im letzteren Falle meist deutlich herzförmig. Die Marattiaceen endlich zeigen neben der Form der Zellfläche auch die eines Zellkörpers und somit auch den Anschluss an das im ausgebildeten Zustande stets zu einem Zellkörper werdende, unterirdische Prothallium der Ophioglosseen. — (Der Uebergang des flächenförmigen Prothalliums der Polypodiaceen zu dem unterirdischen, körperlichen der Ophioglosseen wird ausserdem noch, wie weiter unten gezeigt werden soll, direct hergestellt durch die Bildung der unterirdischen Prothalliumknollen von *Gymnogramme leptophylla).* Auf der terrestrisch unteren Seite des flächenförmigen Prothalliums entwickeln sich die Haarwurzeln, dünne, schlauchförmige Organe, welchen es offenbar obliegt, die für das Wachsthum des Prothalliums nöthigen, aus der Spore überkommenen

Reservestoffe durch Zufuhr aus dem Substrat zu unterstützen. (Man vergl. Fig. 1. A.)

Wenn das Prothallium eine gewisse, je nach den Familien und Gattungen verschiedene Höhe der Entwicklung erreicht hat, beginnt die Bildung der Sexualorgane, der Antheridien (der männlichen Sexualorgane) und der Archegonien (der weiblichen Sexualorgane). Die letzteren nehmen bei den flächenartig ausgebildeten Vorkeimen ihren Ursprung von der Unterseite eines Gewebepolsters, welches mehrere Zellschichten dick, das Prothallium in der Richtung zum Scheitel durchzieht, gewissermaassen die Prothalliumaxe darstellend. Die Antheridien dagegen werden entweder an dem der Spore mehr oder weniger zugekehrten Theile dieses Gewebepolsters oder mehr am Rande gebildet. Ueber die Bildung und Vertheilung der Sexualorgane bei den körperlichen und unterirdischen Prothallien wolle man die genauere Darstellung der Prothallien der Ophioglosseen und der von *Gymnogramme leptophylla* nachsehen. Ebenfalls abweichend verhalten sich die Hymenophyllaceen, deren Prothalliumfläche in keinem Theile mehrschichtig ist, sondern in ihrer ganzen Ausdehnung aus einer einzigen Zellenlage besteht.

Das Prothallium der Hymenophyllaceen. — In Folge des Mangels an Untersuchungsmaterial ist die Entwicklungsgeschichte des Prothalliums nur verhältnissmässig unvollständig bekannt. Die wenigen Arbeiten, welche unsere Kenntniss bereichert haben und bei dem Folgenden benutzt worden sind, werden gelegentlich der Darstellung Erwähnung finden.

Die ersten Erscheinungen der Keimung treten bei den Hymenophyllaceen meist schon sehr früh auf. Die (tetraëdrischen) Sporen erfahren die erste Veränderung nach der Reife entweder schon in dem noch geschlossenen Sporangium oder doch in der Höhle des Schleiers, in welche sie in den meisten Fällen nach dem Zerplatzen des Sporangiums zunächst gelangen. Der Sporeninhalt nebst dem Endosporium dehnt sich in der Richtung der drei am Scheitel der Spore zusammenstossenden Tetraëderflächen aus und bewirkt dadurch das Zerplatzen des Exosporiums in den drei Kanten des Tetraëders. Die durch dieses tripolare Wachsthum entstandenen drei Ausstülpungen des Endospors werden bei der Gattung *Hymenophyllum* succedan meist schon durch Scheidewände getrennt, ehe das Exosporium geborsten ist. Die Scheidewände stossen alsdann zusammen und theilen die Spore gewissermaassen in drei Zellen. (Fig. 3, A.) Bei der Gattung *Trichomanes* dagegen treten die Scheidewände erst auf, nachdem die tripolaren Ausstülpungen des Endospors schon merklich hervorgetreten sind, diese Wände stossen daher nicht zusammen, sondern werden durch den Centraltheil der Spore von einander geschieden (Fig. 3, B.); hierin beruht der einzige Unterschied in der Keimung der Sporen von *Hymenophyllum* und *Trichomanes*. (Man vergl. hierüber auch Prantl, die Hymenophyllaceen, pag 42.)

In der weiteren Auseinandersetzung über die Zelltheilungen, welche bei den Wachsthumsvorgängen der Prothallien auftreten, wird es nothwendig sein, mehrfach auf die Abhandlung von Sachs, über die Anordnung von Zellen in jüngsten Pflanzentheilen (Arbeiten des bot. Instituts zu Würzburg, II. Bd., 1.) zurückzukommen. Sachs hat in derselben auf Grund der bisherigen Untersuchungen über die Vorgänge bei der Zelltheilung ein Gesetz aufgestellt, welches er das »Princip der rechtwinkligen Schneidung« nennt. Dasselbe gipfelt darin, dass die Wände des Urmeristems unter sich und mit der Umfangswand rechtwinklig ansetzen.

Die verschiedenen Wandrichtungen, welche auf diesem Gesetze beruhend bei der Theilung der Zellen im Urmeristem hervortreten, hat Sachs in vier Gruppen getheilt, welche ich hier ausführlicher mittheile, da die dadurch gewonnene Bezeichnungsweise von allen bisherigen den

unzweifelhaften Vortheil der allgemeinen Verwerthbarkeit besitzt und daher im Nachfolgenden in ihrem ganzen Umfange acceptirt worden ist.

1. Pericline Wandrichtungen sind diejenigen, welche in gleichem Sinne wie die Oberfläche des Organs gekrümmt sind und der Umfangswand parallel verlaufen.

2. Anticline Wandrichtungen sind solche, deren Krümmungen derjenigen der Oberfläche des Organs, sowie auch den periclinen Wandrichtungen entgegengesetzt sind, indem sie diese rechtwinklig schneiden (und also ein System oder eine Schaar orthogonaler Trajectorien für jene darstellen).

3. Radiale Wände sind solche ebene Wände, welche die Wachsthumsaxe in sich aufnehmen und die Oberfläche des Organs rechtwinklig schneiden, es sind dies also Längswände, von denen gemäss des oben ausgesprochenen Gesetzes der rechtwinkligen Schneidung höchstens vier in einem cylindrischen Organ vorkommen können. Bezüglich ihrer geometrischen Bedeutung macht SACHS darauf aufmerksam, dass sie eigentlich nur als Grenzfälle anticliner Richtungen zu betrachten sind.

4. Transversale Wände oder Querwände sind solche ebene Wandrichtungen, welche die Wachsthumsaxe und die Oberfläche des Organs gleichzeitig schneiden; sie können nur in cylindrischen oder prismatischen Körpern auftreten.

Bei *Hymenophyllum* wird die durch das tripolare Wachsthum scheinbar eingeleitete morphologische Gleichwerthigkeit der drei ersten Zellen des jungen Vorkeims sehr bald aufgehoben, indem eine dieser Zellen ein gesteigertes Wachsthum zeigt und zu einem Prothalliumfaden auswächst, die beiden anderen primären Zellen des Vorkeims dagegen bleiben entweder gänzlich in ihrem Wachsthum zurück (man vergl. die Figur 3), oder gehen nur wenige Gliederungen ein; in der Regel jedoch bilden sie sich sehr bald an ihrem Ende zu haarwurzelähnlichen Organen aus und nehmen eine bräunliche Färbung an (Fig. 3, D). Das fadenförmige Wachsthum ist aber hier ebenso wie bei den Polypodiaceen nur ein beschränktes. Meist ist es die fünfte bis siebente Gliederzelle, welche nebst den vorhergehenden bedeutender in die Breite wächst, als die übrigen Gliederzellen des Prothalliumfadens und somit auch im Weiteren eine von den vorhergehenden verschiedene Theilung erfährt. Die in dieser Zelle, der »Spitzenzelle«, auftretende erste Theilungswand, die Primärwand, p, tritt nun gemäss des Gesetzes der rechtwinkligen Schneidung für die letzte Querwand, q, und die von ihr geschnittene Umfangswand, u, (Fig. 3, C.) als Anticline auf, während sie zu der ihr gegenüberliegenden Umfangswand der Spitzenzelle parallel, also periclin verläuft. Die in der Spitzenzelle nun auftretende zweite Theilungswand, die »Transversale«, t, setzt an der convexen Seite der Primärwand rechtwinklig an und trifft auch in gleicher Weise die Umfangswand der Spitzenzelle, ebenfalls also dem Gesetz der rechtwinkligen Schneidung vollständig Rechnung tragend. Ueber den Verlauf der dritten Theilungswand konnte ich bei dem verhältnissmässig geringen Untersuchungsmaterial keine genaue Einsicht erlangen; es ist mir jedoch ausserordentlich wahrscheinlich, dass das *Hymenophyllum*-Prothallium auch in der weiteren Entwicklung zur Zellfläche im Ganzen denselben Wachsthumsgesetzen folgt wie die alsbald näher zu erörternden Prothallien der Polypodiaceen.

Bei den bereits flächenartig gewordenen Prothallien von *Hymenophyllum Tunbridgense* geschieht nach Angabe von JANCZEWSKI und ROSTAFINSKI (Note sur le prothalle de l'Hymenophyllum Tunbridgense. — Mém. de l. soc. nationale d. sc. nat. de Cherbourg, 1875) das Wachsthum nur durch Randzellen, also ganz analog der Prothallium-Entwicklung der übrigen Farnkräuter. Die Zellmembran der ausgebildeten Prothallien von *Hymenophyllum Tunbridgense* dagegen, wie sie von JANCZEWSKI und ROSTAFINSKI in der Umgegend von Cherbourg gefunden worden sind, ist viel dicker, als bei den

Prothallien der Polypodiaceen, die seitlichen Zellmembranen sind sogar mit Tüpfeln versehen. Die Haarwurzeln dieser Prothallien sind zweizellig und entwickeln sich im Gegensatz zu den Prothallien der Polypodiaceen nur an den Rändern, sie sind selten einzeln, sondern meist in einer Anzahl von 10—20 zusammen. Bei ihrer Entstehung wächst eine Randzelle zu einer Warze aus, welche sehr bald durch eine Zellwand in eine Basalzelle und eine Haarzelle im engeren Sinne getrennt wird, worauf letztere zu einem cylindrischen Haare auswächst; die Haut der letzteren wird ebenso wie die der Basalzelle sehr frühe dunkelbraun.

Wenn wir auch nach dem heutigen Stande unserer Kenntniss über die Wachsthumsvorgänge der Prothallien annehmen können, dass die oben beschriebene Art und Weise der Entwicklung die normale sei, so ist doch nicht ausser Acht zu lassen, dass gerade in den ersten Stadien sehr häufig Abweichungen beobachtet worden sind. Zunächst ist es als eine häufige Erscheinung anzusehen, dass die Bildung des Prothalliumfadens oft nur auf eine, höchstens zwei Zellen beschränkt ist, worauf dann sofort die Einleitung zur Zellflächenbildung stattfindet. Hierbei ist jedoch zu beachten, dass die Flächenausbildung wol in der Mehrzahl der Fälle in derselben Ebene vor sich geht, in welcher die Bildung der drei primären Zellen des Vorkeims geschieht, dann aber auch in einer zu dieser senkrechten Ebene stattfinden kann. Ein ebenfalls nicht seltener Fall der Prothallienentwicklung sei der, wo zwei der primären Zellen zu Prothalliumfäden sich ausbilden, oder wo gar alle drei primäre Zellen sich zu Prothalliumfäden auszubilden anschicken. Im letzteren Falle wird die früher als typisch für die Hymenophyllaceen-Prothallien angesehene Form eines dreistrahligen Sternes erzeugt, bei welchem jedoch ebenfalls schliesslich nur ein Strahl die wirkliche Prothalliumausbildung übernimmt, während die beiden anderen früher oder später zu Haarwurzeln sich umbilden. Ob diese letzteren Organe jedoch als echte Haarwurzeln anzusehen sind, ist zum mindesten noch fraglich.

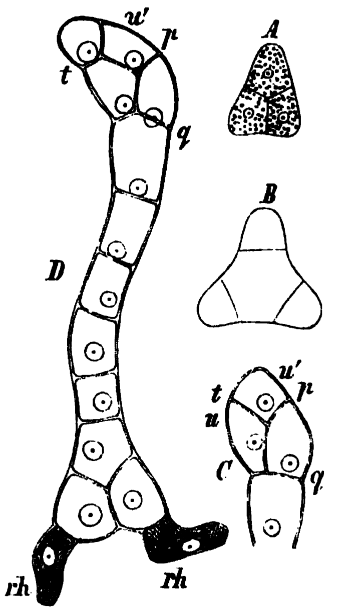


Fig. 3.

Keimung und Prothallium der Hymenophyllaceen. — A tripolare Keimung von *Hymenophyllum rarum*, B dasselbe Entwicklungsstadium von *Trichomanes* spec. Bei A ist die keimende Spore in drei primäre Zellen getheilt, bei B sind die bei dem tripolaren Wachsthum der keimenden Spore entstandenen drei Ausstülpungen des Endospors nicht sofort durch je eine Wand abgetrennt worden, sondern erst später; zwischen ihnen der Centraltheil der Spore. C—D *Hymenophyllum rarum*. Eine mit dem Polypodiaceen-Prothallium übereinstimmende Entwicklung des Zellfadens und Anlage zur Bildung der Zellfläche. D zeigt den sehr häufigen Fall, dass nur eine der drei primären Zellen sich zu einem Prothalliumfaden entwickelt hat, während die beiden anderen primären Zellen ihr weiteres Wachsthum durch Bildung haarwurzelähnlicher Organe (rh) abgeschlossen haben. q die die Spitzenzelle abtrennende Querwand, p die Primärwand. Vgr. 150 bei A—B, Vgr. 210 bei C—D.

Die Entwicklung der Prothallien von Hymenophyllum zeigt also bedeutsame Uebereinstimmungen mit dem als typisch geltenden Polypodiaceen-Prothallium (man vergl. darüber S. 164), andererseits aber weist die Gattung

Trichomanes nach den bisher gemachten Beobachtungen (man vergl. besonders bei PRANTL, a. a. O.) auf grosse und auffallende Verschiedenheiten in der Prothallium-Entwicklung hin. Ganz abgesehen von der schon oben mitgetheilten Verschiedenheit in der Keimung, in Folge deren der Centraltheil der Spore zu dem Prothalliumfaden auswächst, ist die Ausbildung einer Zellfläche gar nicht als das Wachsthumsziel des Prothalliums von *Trichomanes* zu betrachten, da einerseits an dem Prothalliumfaden direct die Sexualorgane ausgebildet werden, andererseits die Ausbildung zur Zellfläche, wenn eine solche vorhanden ist, adventiven Ursprungs ist; sie entsteht nur seitlich am Prothalliumfaden, aus einer der bereits in den Dauerzustand übergegangenen Gliederzellen desselben. Die Prothalliumfläche von *Trichomanes* besteht ebenso wie die von *Hymenophyllum* in ihrer ganzen Ausdehnung nur aus einer einzigen Zellenlage. —

Die Neigung, Adventivsprosse zu bilden, scheint übrigens nach den bisherigen Beobachtungen den Prothallien der Hymenophyllaceen überhaupt innezuwohnen. Nach den Mittheilungen von JANCZEWSKI und ROSTAFINSKI sind bei den Prothallien von *Hymenophyllum Tunbridgense* Adventivzweige keineswegs selten. Ihre Bildung erfolgt daselbst in der Art, dass sich eine Randzelle in eine Basalzelle und eine Mutterzelle des Zweiges theilt. Letztere theilt sich entweder durch parallele Scheidewände, welche gegen die Insertionsebene senkrecht gerichtet sind, weiter, oder durch schiefe Scheidewände nach Art einer sich nach zwei Richtungen segmentirenden Scheitelzelle. Die Basis dieses Sprosses wird bei dem weiteren Wachsthum desselben wenig erweitert und bleibt sehr schmal (bei *Trichomanes* sogar stets nur auf eine einzige Zelle beschränkt); daher können diese Sprosse sich sehr leicht vom Hauptspross ablösen und zu selbständigen Prothallien werden. Mit Bezug auf die Prothallienentwicklung von *Trichomanes* macht METTENIUS (a. a. O.) mit Recht darauf aufmerksam, dass dieselbe die auffallendsten Uebereinstimmungen mit den Laubmoosen, bes. den Sphagnaceen aufweist. Noch besonders beachtenswerth ist auch die Fähigkeit der einzelnen scheitelständigen Zellen der Prothalliumfläche oder der Endzellen des Prothalliumfadens, in morphologisch nicht näher bekannte, flaschenförmige, sich bald bräunende Organe auszuwachsen, und auf diese Weise das fernere Wachsthum der betreffenden Zelle abzuschliessen. Nach den Mittheilungen und Abbildungen von METTENIUS ist es sehr wahrscheinlich, dass diese Organe die Bestimmung haben, in kugelförmige Zellen auszuwachsen, welche nach einiger Zeit abfallen und als Analogon der Brutknospen mancher Lebermoose, besonders *Calypogeja trichomanis* aufzufassen sein dürften. METTENIUS beobachtete diese Organe an Prothalliumflächen und Prothalliumfäden einiger *Trichomanes*-Arten, sowie an den Prothalliumflächen von *Hymenophyllum pulchellum*.

Das Prothallium der Polypodiaceen. — Im Gegensatz zu den Hymenophyllaceen wächst bei den Polypodiaceen am Scheitel der Spore das Endosporium zu einem mehr oder weniger langen Keimschlauche aus, der ersten Andeutung des Prothalliums. Ebenfalls von dem Centraltheile der Spore aus tritt die erste Haarwurzel hervor, deren Anlage und Wachsthumsrichtung mit der des Keimschlauches stets einen rechten Winkel bildet und daher allgemein als eine »laterale« bezeichnet wird. Beide Ausbauchungen des Endosporiums, deren zeitliche Aufeinanderfolge bis jetzt keine bestimmte Regel hat erkennen lassen, werden sehr bald durch eine Membran von der ursprünglichen Sporenzelle abgetrennt, in welcher oft noch längere Zeit

Reservestoffe, insbesondere Oeltröpfchen aufgespeichert bleiben. Bei *Polypodium vulgare*, welches hier zunächst als Beispiel dienen mag, ist die Keimung und die erste Entwicklung des Prothalliums folgende. Nachdem durch die Aufquellung des Sporeninhaltes und des Endosporiums das Bersten des Exosporiums längs der mehr oder weniger gradlinigen Kante, Dehiscenzleiste (man vergl. die nierenförmigen Sporen von *Polypodium vulgare* auf Fig. 2), bewirkt worden ist, stülpt sich die erste Haarwurzel aus und trennt sich sehr bald durch eine Membran von der Sporenzelle ab. (Fig. 4, A und B.) Jetzt erst wächst das Endospor zu einem Keimschlauche aus, welcher durch wiederholte, einander parallele Querwände zu einem gegliederten Prothalliumfaden sich ausbildet, dessen erste Querwand fast regelmässig die die erste Haarwurzel abgrenzende Theilungswand trifft, senkrecht an dieselbe ansetzend. Man vergleiche C, D und E auf Figur 4, aus denen namentlich auch hervorgeht, dass die Wachsthumsrichtungen des Prothalliumfadens und der ersten Haarwurzel einen rechten Winkel bilden.

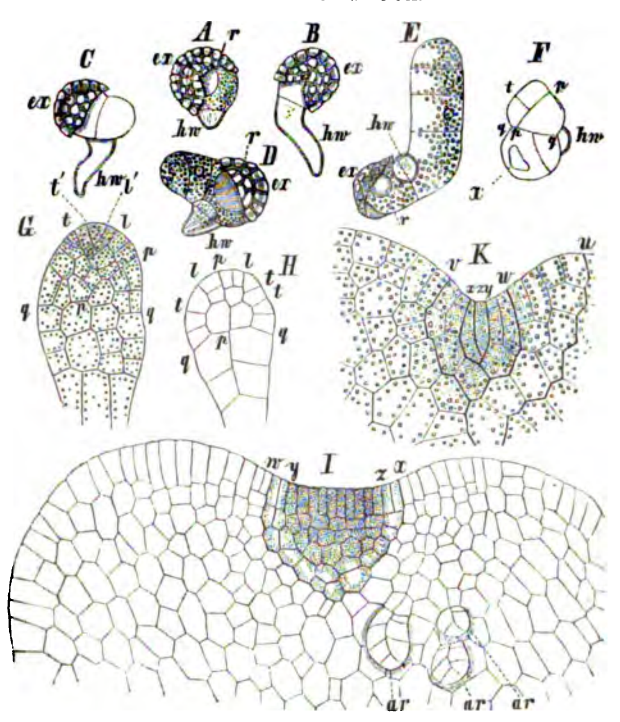


Fig. 4.
Keimung und Prothallium der Farnkräuter. A—I *Polypodium vulgare*, L., K *Cheilanthes farinosa*, KAULF. — A—B die erste Harwurzel (hw) hat sich eben abgetrennt von der Sporenzelle, in welcher die Bildung des körnigen Chlorophylls beginnt. Die Hauptmasse der in der Spore enthaltenen Reservestoffe ist noch zu einem grossen Tropfen (r) vereinigt, ex das zerborstene Exosporium. C—E aufeinanderfolgende Stadien der Entwicklung des Prothalliumfadens. F—K Anlage und Entwicklung zur Zellfläche. q die letzte Querwand des Prothalliumfadens, welche die Spitzenzelle abgrenzt, p die Primärwand, t die Transversalen, l die Longitudinalen. F die Anlage zur Bildung einer Zellfläche ist sofort, ohne vorhergegangene Fadenbildung, durch eine nicht mediane Primärwand erfolgt. G oberer Theil eines normalen, spatelförmigen Prothalliums mit apicaler, zweischneidiger Scheitelzelle, t' und l' die jüngste Transversale und jüngste Longitudinale. Die Primärwand p hat nicht median angesetzt, die Zellen des Meristems sind durch reichlicheren Gehalt an Protoplasma vor den übrigen ausgezeichnet. H normales spatelförmiges Prothallium. Die Primärwand p verläuft median, die Bildung des Meristems wird allein durch Randzellenwachsthum eingeleitet, p—l auf der rechten Seite von p die erste Randzellenbildung. I vorderer Theil eines bis zur Anlage der Archegonien (ar) vorgeschrittenen Prothalliums. Das Meristem ist auch hier durch den reichlicheren protoplasmatischen Inhalt seiner Zellen ausgezeichnet; z, y, x die letzten hier noch erkennbaren Segmente der zweischneidigen Scheitelzelle. K zweischneidige Scheitelzelle in der Einbuchtung des Prothalliums von *Cheilanthes farinosa*. — H nach PRANTL, alle übrigen Figuren nach der Natur. A—E 150, F—I 90, K 250 mal vergr.

Für die Erörterung der ersten Entwicklung der Prothalliumfläche aus dem Prothalliumfaden verweise ich auf die Darstellung der Prothallium-Entwicklung von

Hymenophyllum, da die bez. Vorgänge bis zum Ansetzen der ersten Transversale vollkommen übereinstimmende sind, so dass auch die Figur 3, C, welche sich auf *Hymenophyllum* bezieht, das Wesentliche des analogen Vorganges für *Polypodium* darstellt. Auch Figur 4, F, welche allerdings erst später genauer besprochen werden soll, zeigt die Uebereinstimmung recht deutlich, da hier die Theilung der Spitzenzelle gleichweit vorgeschritten ist, wie in der oben besagten Figur 3, C. Ausserdem aber sieht man hier, dass die Primärwand nicht median verläuft, sondern ungleiche Stücke von der Spitzenzelle abtrennt. Es ist hiermit zugleich auch der häufigste Fall der ersten Anlage zur Entwicklung der Fläche ausgedrückt, da bei *Polypodium vulgare* nur in seltenen Fällen die Primärwand median verläuft (Fig. 4, H). Wenn die Primärwand nicht median verläuft, so folgt wie bei *Hymenophyllum* die rechtwinklig an dieselbe sich ansetzende Transversalwand, an welche die dritte Theilungswand, l, die »Longitudinale« wiederum rechtwinklig ansetzt und ebenso auch die Umfangswand der Spitzenzelle trifft. (Man vergl. l in Fig. 4, G.) Indem nun auch im Weiteren in der jedesmal jüngsten Zelle Transversalen und Longitudinalen abwechselnd ansetzen, bildet sich ein System confocaler Curven aus (Fig. 4, G und K). Da aber die neu entstehenden Curven stets denen auf derselben Seite nächstvorhergehenden parallel verlaufen, so begrenzen die jedesmaligen jüngsten Curven eine bei jeder Theilung sich in der äusseren Form gleichbleibende Zelle, von derselben abwechselnd nach rechts und links annähernd gleiche Segmente abschneidend. Die auf diese Weise stetig sich verjüngende Zelle wird mit dem Namen »Scheitelzelle«, resp. bezüglich ihrer Gestalt als »zweischneidige Scheitelzelle« bezeichnet (Fig. 4, G und K). Es leuchtet ein, dass auf die Theilungen der Scheitelzelle der Aufbau des gesammten Zellgewebes sich genetisch zurückführen lässt, und in der That kann man oft weit rückwärts die älteren Segmente noch als gewissermaassen zusammengehörige Zellgruppen deutlich herauserkennen, ebenso auch die die Segmente bildenden Curven, selbst wenn sie durch intercalare Theilungen bereits verzerrt und mehrfach gebrochen worden sind. (Man vergl. hierfür Fig. 4, K und L.) Da jedoch die von der Scheitelzelle abgetrennten Segmente nach erfolgter weiterer Theilung allmählich zu Dauerzellen werden und eine desto bedeutendere Zunahme ihres Volumens zeigen, je weiter sie von dem Heerde der Neubildung entfernt sind (man vergl. hierbei das unten Gesagte), so überwölben sie allmählich die Scheitelzelle, so dass dieselbe in eine Bucht des Prothalliums zu liegen kommt (Fig. 4, K), welches somit die den Farnprothallien typische Herzform annimmt. Es ist mir sehr wahrscheinlich geworden, dass in diesem Falle das Volumen einer von einem ursprünglichen Segment gebildeten Zellgruppe annähernd gleich ist der Summe der Volumina sämmtlicher jüngerer Segmente und der Scheitelzelle. Hierbei treten in den Segmenten zuerst Periclinen auf, an welche sodann in der Aussenzelle mediane Anticlinen ansetzen. Auf diese Weise wird das sog. Randzellenwachsthum eingeleitet, welches durch die öftere Wiederholung dieses Theilungsmodus in jeder der neu entstandenen Aussenzellen seinen vollständigen Ausdruck erhält. Alsdann jedoch verliert auch die zweischneidige Scheitelzelle sehr bald ihre bisherige Gestalt, indem eine Pericline in ihr auftritt, an welche in gleicher Weise wie bei dem Randzellenwachsthum eine mediane Anticline ansetzt, so dass die Scheitelzelle nun ebenfalls prismatisch wird, wie die Randzellen und in ihrer äussern Gestalt nicht mehr von denselben zu unterscheiden ist; ja, bei dem weitern Verlauf dieses Theilungsmodus ist es kaum mehr möglich, sie noch herauszufinden (Fig. 4, I). Trotzdem gehen diese auf die eben be-

schriebene Weise in der Bucht des Prothalliums neu entstandenen Randzellen nicht in den Dauerzustand über, wie die weiter von der Einbuchtung entfernteren Zellen des Prothalliums, welche eine beträchtliche Zunahme ihres Volumens zeigen, und in deren Inhalt kaum noch körniges Protoplasma, wol aber reichliche Chlorophyllkörner zu finden sind. Die in der Einbuchtung des Prothalliums liegenden Zellen zeichnen sich vielmehr auch im Weiteren ausser durch ihre geringere Grösse durch den bedeutend reicheren Inhalt an Protoplasma aus, welches besonders in den jüngsten Zellen das Lumen derselben vollständig ausfüllt; es findet in diesen Zellgruppen auch fernerhin die intensivste Zellenvermehrung statt. Es ist daher die Bucht des Prothalliums auch im weiteren Verlauf des Wachsthums mit vollem Recht als Prothallium-Scheitel zu bezeichnen. In diesem Stadium der Entwicklung bildet sich auch das sogenannte Gewebepolster aus; es findet nämlich hierbei eine dem bisherigen Bestreben zur Ausbildung der Zellfläche entgegengesetzte Theilungsweise statt, indem in den in der Richtung vom Scheitel zur Spore gelegenen Zellen Theilungswände parallel zur Prothalliumfläche auftreten. Dadurch wird das Prothallium in der Längsrichtung der Achse mehrschichtig und damit die Bildung einer centralen Gewebewulst, des sog. Gewebepolsters, eingeleitet, an welchem ganz ausschliesslich die Anlage und Ausbildung der Archegonien stattfindet. Bezüglich der bedeutsamen Analogien, welche die Entwicklung des Blattes und die des Prothalliums charakterisiren, verweise ich auf die weiter unten gegebene Darstellung über die Entwicklung des Blattes (man vergl. auch bei Prantl, Flora 1878).

Die Bildung der Haarwurzeln, welche in grosser Anzahl auf der Unterseite des Prothalliums angelegt werden, findet ganz in analoger Weise statt, wie dies bereits bei der ersten Haarwurzel auseinander gesetzt worden ist. Nach vorhergegangener Ansammlung von Protoplasma stülpt sich eine Zelle der Unterseite des Prothalliums etwas aus, worauf sehr bald eine Abtrennung der Ausstülpung von der Mutterzelle erfolgt. Die Ausstülpung wächst nun zu einem cylindrischen, sich bräunenden Haare, der Haarwurzel aus, welche stets einzellig bleibt. Die Haarwurzeln nehmen oft schon von den Gliederzellen des Prothalliums ihren Ursprung, wenngleich in bedeutend grösserer Anzahl erst von dem hintern Theile der Prothalliumfläche, wo sich alsdann zwischen ihnen die Antheridien entwickeln. Dieselben scheinen bei *Polypodium vulgare* nie randständig zu sein, wol aber werden sie auch am Gewebepolster, also central angelegt, in der unmittelbarsten Nähe der Archegonien.

Wenn die im Vorhergehenden auseinander gesetzte Entwicklung des Prothalliums auch wirklich bei der Mehrzahl der Prothallien angetroffen wird, welche es zur Ausbildung der Sexualorgane, resp. der Archegonien bringen (Fig. 4, I), so steht doch auch fest, dass die Prothallien nicht an diesen einen Wachsthums- und Theilungsmodus gebunden sind, um ihr Ziel zu erreichen. Es ist schon oben darauf hingewiesen worden, dass die Primärwand, wenn auch in den selteneren Fällen, die Spitzenzelle auch median durchschneidet. In solchen Fällen kann sich aus der einen Hälfte der Spitzenzelle im Verlauf der weiteren Theilungen eine zweischneidige Scheitelzelle heraus differenziren und somit also der oben ausführlich beschriebene Theilungsmodus eingeleitet werden. Indessen scheint ein solcher Verlauf des Wachsthums nur sehr selten stattzufinden, ungleich häufiger ist es für den Fall, in welchem die Primärwand median ansetzt, dass nach dem Auftreten weniger Theilungen sofort Randzellenwachsthum eintritt; man vgl. z. B. Fig. 4, H, wo zwischen p und l (auf der Zeichnung rechts von der

Primärwand) eine Pericline und eine Anticline bereits in der für das Randzellenwachsthum charakteristischen Weise angesetzt haben. Im weiteren Lauf der Entwicklung ist es jedoch auch hier eine Gruppe von Randzellen, und zwar meist die der Primärwand zunächst liegenden, welche den Ort der intensivsten Zellenvermehrung darstellen, während die weiter davon entfernten Zellen allmählich mehr und mehr an Volumen zunehmen und endlich in den Dauerzellenzustand übergehen. Es leuchtet ein, dass bei einem solchen Wachsthumsvorgange die den Heerd der Neubildung darstellenden Zellen allmählich in eine Bucht zu liegen kommen müssen und dass es alsdann oft unmöglich ist, zu erkennen, ob ein Prothallium diesen eben beschriebenen Wachsthumsmodus durchgemacht hat, oder den ersteren, oben dargestellten. Auch in der weiteren Entwicklung, insbesondere in der Bildung des Gewebepolsters und in der Fähigkeit, Archegonien zu erzeugen und den jungen Embryo zu ernähren, zeigen sich diese Prothallien vollkommen gleich denen, welche den Theilungsmodus einer zweischneidigen Scheitelzelle durchgemacht haben.

Da indessen auch solche Prothallien nicht selten sind, welche es nicht zur Entwicklung von Archegonien bringen, sondern höchstens nur bis zur Ausbildung einiger Antheridien, so liegt die Frage nahe, ob es möglich ist, eine genügende Erklärung zu geben für ein derartiges abortives Verhalten der Prothallien. Eine direkte Beobachtung solcher Prothallien zeigt, dass sämmtliche Zellen mehr oder weniger morphologisch gleichwerthig sind und dass keine derselben sich durch ihre Inhaltsmasse vor den übrigen auszeichnet, dass also bei diesen Prothallien keine Zellgruppe existirt, auf welche in gleicher Weise wie bei den oben erörterten Prothallien, die Bildung des Zellgewebes sich genetisch zurückführen lässt. PRANTL, der in seiner vortrefflichen Darstellung über die Anordnung der Zellen in flächenförmigen Prothallien (Flora 1878) ebenfalls auf diesen Punkt zu sprechen kommt, bezeichnet allein diejenigen Prothallien, welche die Bedingungen für die Erzeugung der Archegonien und die Ernährung des Embryo enthalten, als normale. Er erkennt aber als solche nur diejenigen Prothallien an, bei denen die Bildung des Zellgewebes sich in der oben besprochenen Weise auf eine Zelle, resp. eine Zellgruppe genetisch zurückführen lässt, d. h. diejenigen Prothallien, welche ein »Meristem« besitzen. Die Prothallien dagegen, welche ausschliesslich nur Antheridien entwickeln, besitzen kein Meristem, sind also ameristisch.

Die Ursache der Ameristie kann sehr verschiedener Art sein; oft ist sie jedenfalls schon in den Sporen selbst, resp. in einer mangelhaften Ausbildung derselben zu suchen, oft jedoch sicherlich nur auf hindernde Umstände bei der Kultur zurückzuführen, wie Mangel an Licht und geeigneter Nahrungszufuhr, zu dichte Aussaat u. s. w.

Die Neigung der Farn-Prothallien zur Dioecie, welche von manchen Seiten mit grosser Vorliebe hervorgehoben zu werden pflegte, wird in der Mehrzahl der Fälle nun viel einfacher dadurch erklärt, dass das Prothallium ameristisch geblieben ist. Die ameristischen Prothallien von *Aspidium filix mas* stellen in dieser Beziehung ein sehr beachtenswerthes Beispiel dar. Nach den Mittheilungen von CORNU (Bulletin de la soc. bot. de France, t. 21, p. 161) entwickelte sich an einigen Prothallien dieser Species, welche nur aus wenigen Zellen bestanden, an der zweiten Zelle bereits ein Antheridium. In demselben wurde in einigen Fällen auch die vollständige Entwicklung der Spermatozoïden bis zum Ausschlüpfen derselben beobachtet. Auch NAEGELI (Zeitschrift für wissensch.

Bot. I.) und SCHACHT (Linnaea 1849, Taf. 5) berichten über solche wenigzellige Prothallien. BORODIN endlich fand (Mélang. biol. tirés du Bull. d. l'Acad. imp. d. sc. d. St. Petersbourg, T. 6, 1867, p. 538), dass, wenn man Sporen von *Allosorus sagittatus*, welche bei Zutritt des Lichtes eben zu keimen begonnen haben, in's Finstere bringt, nur eine Zelle steril bleibt, trotzdem aber sich an diesem einzelligen Prothallium ein bis drei Antheridien bilden.

Wenn wir aber wissen, dass die Antheridien ihrer morphologischen Bedeutung nach nur Trichomgebilde sind (man vgl. S. 180), so erklärt es sich auch morphologisch sehr einfach, dass die Antheridien ebenso wie die Haarwurzeln aus jeder beliebigen, auch älteren Zelle hervorgehen können und wir erhalten somit auch eine auf der inneren Natur des Antheridiums basirende Erklärung dafür, dass Antheridien sich auch auf solchen Prothallien entwickeln können, welche aus irgend welcher hemmenden Ursache ameristisch geblieben sind.

Ganz andere Bedingungen finden für die Entwicklung der Archegonien statt. Ist im Vorhergehenden wiederholt schon darauf aufmerksam gemacht worden, dass die Archegonien nur am Gewebepolster entstehen, welches ja wieder nur ein unmittelbares Erzeugniss des Meristems ist, so hat doch PRANTL das Verdienst, zuerst darauf hingewiesen zu haben, dass die Archegonien im gewissen Sinne stets acropetal angeordnet sind. Ziehen wir noch die Thatsache in Betracht, dass die Archegonien nicht von jeder beliebigen Zelle erzeugt werden können, so ergiebt sich schon heute, dass ihre morphologische Bedeutung eine höhere sein muss, als die eines Trichoms.

Wenn aber nach der obigen Darstellung die meristischen Prothallien der Polypodiaceen auf zwei verschiedenen Wegen der Entwicklung ihr Ziel erreichen können, befähigt zu sein zur Ausbildung der Archegonien, so ist es doch immerhin die bekannte herzförmige Gestalt, welche dem unbewaffneten Auge schon das meristische Prothallium andeutete.

Auch die Prothallien von *Ceratopteris thalictroides* zeigen diese herzförmige Gestalt. Ihr Entwicklungsgang ist indessen ein von dem bisher erörterten abweichender und stellt eine so bemerkenswerthe Modification der Prothalliumbildung dar (KNY, die Entwicklung der Parkeriaceen, dargestellt an *Ceratopteris thalictroides)*, dass es angezeigt erscheint, denselben speziell zu erörtern. Bei den auf feuchtem Sande oder Torf erzogenen Prothallien dieses Farnkrautes tritt oft schon zu der Zeit, wo die zweischneidige Scheitelzelle an der Spitze noch erkennbar, das apicale Meristem also noch in Thätigkeit ist, ein zweites laterales Meristem auf. Dasselbe ist daran deutlich zu erkennen, dass sich eine laterale Einbuchtung bildet; die Randzellen, welche am Grunde derselben liegen, theilen sich lebhafter, als die übrigen Zellen des Randes und sind von diesen durch die geringere Grösse und den reicheren Gehalt an Protoplasma ausgezeichnet. Zu dieser Zeit verlieren die Zellen des apicalen Meristems ihre meristische Beschaffenheit und gehen in den Dauerzellenzustand über, dem lateralen Meristem ihre ursprüngliche Rolle überlassend. Der Scheitel des letztern vertieft sich im Laufe der weitern Entwicklung mehr und mehr, indem die ihm benachbarten Partieen des Randes sich durch raschere Theilung und Streckung ihrer Zellen hervorwölben und bald gegenseitig übergreifen. Der grundwärts gekehrte Lappen vergrössert sich jetzt stärker, als der dem ursprünglichen Scheitel zu liegende. In Folge hiervon wird das laterale Meristem ganz allmählich an die Spitze gerückt, während die Zellen des ursprünglichen apicalen Meristems eine seitliche Lage erhalten und zum integrirenden Bestandtheil eines der Seitenlappen werden. So erhält also das Pro-

thallium von *Ceratopteris thalictroides* schliesslich die dem typischen Polypodiaceen-Prothallium eigene herzförmige Gestalt, obgleich die Lappen desselben keineswegs auf die Segmente der zweischneidigen (primären) Scheitelzelle zurückzuführen sind. Auch die Anlage eines primären Meristems kann lateral erfolgen, wie dies beispielsweise die Prothallien von *Cheilanthes farinosa* zeigen, wo das Meristem bald lateral, bald apical auftritt; in ganz ähnlicher Weise variabel sind auch die Prothallien von *Allosurus, Pteris, Aspidium,* u. s. w. Bei *Gymnogramme leptophylla* jedoch scheint nach den vorliegenden Untersuchungen von Göbel (Bot. Ztg. 1877, Nr. 42—44) und Prantl (Flora, 1878) das Meristem sich nur lateral auszubilden.

Gymnogramme leptophylla liefert überhaupt die bedeutsamsten und interessantesten Abweichungen von dem allgemeinen Typus des Polypodiaceen-Prothalliums, deren Kenntniss wir der trefflichen Darstellung Göbel's (Bot. Ztg. 1877) verdanken. Nachdem die Entwicklung des Prothalliums bis zu der gelappten Gestalt, welche durch Auszweigungen und Adventivsprossungen herbeigeführt worden ist, gelangt ist, tritt die Bildung eines knollenartigen Sprosses hervor — von Göbel mit Fruchtspross bezeichnet, welcher dem Gewebepolster der übrigen Polypodiaceen morphologisch gleich, ebenso wie dieses auf ein Meristem zurückzuführen ist, und sich hauptsächlich auf der Unterseite des Prothalliums ausbildet, hinter einer Einbuchtung desselben. Bei seiner Entstehung wird eine Gruppe von Zellen, welche in einer Einbuchtung liegen, meristisch, wobei sie sich senkrecht zur Oberfläche des Prothalliums strecken und darauf nach den drei Richtungen des Raumes theilen, so dass ein zapfenartiger Auswuchs entsteht. Nach Anlage desselben findet keine weitere Verzweigung des flächenartigen Prothalliums statt; dasselbe beginnt vielmehr abzusterben oder zeigt seine Lebenskraft nur noch darin, dass randbürtige Adventivsprosse von den Randzellen desselben erzeugt werden, welche sich später von dem Mutterprothallium loslösen, indem sie ebenso wie dieses an ihrer Basis absterben. Indem nun aber die der Einbuchtung des Prothalliums zugewandte Seite dieses Zäpfchens ein besonders gefördertes Wachsthum zeigt, bildet das Zäpfchen sehr bald mit dem Prothallium einen schiefen Winkel und wächst so in den Boden hinein, sehr bald in die Gestalt eines eiförmigen Knöllchens übergehend; der Chlorophyllgehalt schwindet dabei immer mehr und mehr und das bisher blassgrüne Knöllchen wird sehr bald gelblich. Die inneren Zellen des Knöllchens füllen sich dabei allmählich mit Reservenahrungsstoffen, Stärke und Fett, und gehen so in den Dauerzustand über. Das Meristem des Prothalliums bildet sich also hier zu einem körperlichen unterirdischen um, welches um so mehr dem Prothallium der Ophioglosseen vergleichbar ist, als auch nur auf diesem die Archegonien sich bilden, daher diese unterirdische, knollenartige Bildung des Meristems von Göbel sehr passend mit Fruchtspross bezeichnet worden ist. Aus den peripherischen Zellen der Unterseite treten die Haarwurzeln heraus. Die Archegonien entwickeln sich nur auf der obern, dem flächenartigen Theile des Prothalliums zugewendeten Seite, die Antheridien treten stets nur in der Nähe des Fruchtsprosses, nie auf diesem selbst auf.

Wenn die Archegonien nicht befruchtet werden, so werden die zur Ausbildung des Embryo bestimmten Reservestoffe entweder sofort, oder, was der häufigere Fall zu sein scheint, erst nach einiger Ruhezeit für andere (Neu-) Bildungen Veranlassung. Der Fruchtspross, welcher alsdann meist noch mit den flächenartigen Prothallien im Zusammenhang steht, bildet zwei neue Prothalliumlappen aus, deren Flächen senkrecht zur Oberfläche des Fruchtsprosses und auch senkrecht zu der Fläche des alten Prothalliums stehen, untereinander aber parallel sind. Diese Lappen nehmen ihren Ursprung von einer peripherischen Zellgruppe des Fruchtsprosses und sind anfangs mehrschichtig, im Weiteren jedoch einschichtig, da das Wachsthum von den am Saume belegenen Zellen übernommen wird. Die Lappen zeigen alsdann ein ausgeprägtes Randzellenwachsthum, verbunden mit einem besonders anfangs sehr kräftigen intercalarem Wachsthum. Meist entstehen diese neuen Prothalliumlappen nicht völlig gleichzeitig und wachsen auch nicht gleichmässig stark, vielmehr wird sehr oft der eine Lappen in seinem Wachsthum mehr gefördert, als der andere, so dass es oft erscheint, als sei nur ein Lappen vorhanden. Obgleich nun ein grosser Theil der Reservestoffe in diese neuen flächenartigen Verzweigungen hineinwandert, sistirt der Fruchtspross selbst keineswegs sein Wachsthum. Ein solches findet vielmehr be-

sonders zwischen den beiden Lappen statt, wo sich oft ein neues Meristem ausbildet, dessen Thätigkeit alsdann meist mit der Bildung eines neuen Fruchtsprosses abschliesst.

Die Neigung des Prothalliums von *Gymnogramme leptophylla*, in Dauerzustände in Form von kleinen Knöllchen überzugehen, dokumentirt sich auch in der Bildung der höchst eigenthümlichen Adventivknöllchen, welche oft zu mehreren, bes. auf der Unterseite eines im Absterben begriffenen Prothalliums gebildet werden. Im Gegensatz zum Fruchtspross jedoch ist die Entstehung dieser Adventivknöllchen nicht an das Meristem, also nicht an eine bestimmte morphologisch gekennzeichnete Stelle des Prothalliums gebunden und es mag wol damit im Zusammenhang stehen, dass sich auf diesen Adventivknöllchen niemals Archegonien entwickeln, wol aber Antheridien. Auch betheiligen sich bei der Bildung dieser Knöllchen nie mehr, als eine oder höchstens zwei Zellen; daher ist es auch zu erklären, dass die Knöllchen, dem Prothallium nur mit kleiner Basis anhaftend, sehr leicht von ihm losgetrennt werden. Auch diese Knöllchen haben die Fähigkeit, einen Ruhezustand durchzumachen und verhalten sich dabei ebenso wie die Fruchtsprosse, indem sie Reservestoffe, wie Stärke und Fett in grosser Menge in sich ansammeln. Alsdann sind sie auch im Stande, in ähnlicher Weise wie der primäre Fruchtspross zu zwei Prothalliumlappen auszuwachsen und zwischen denselben ebenfalls einen (secundären) Fruchtspross zu erzeugen.

Die Fähigkeit der Prothallien der *Gymnogramme leptophylla*, in der eben beschriebenen Weise zu perenniren, ist aber für die Oekonomie der Pflanze von der grössten Bedeutung, da dieselbe in ihrer ungeschlechtlichen Generation einjährig ist und also bald nach der Bildung der Sporen abstirbt.

Ausser den flächenbürtigen, knollenförmigen Adventivsprossungen findet noch die Bildung randbürtiger Adventivsprossen statt, welche jedoch besonders von Prothallien ihren Ursprung nehmen, die noch im vollen Wachsthum begriffen sind. Sie können aus Randzellen solcher Prothallien hervorgehen, welche noch die spatelförmige Gestalt zeigen oder gar auch aus den Gliederzellen des Prothalliumfadens; in beiden Fällen scheint die Möglichkeit vorhanden zu sein, dass die Adventivsprossung entweder sofort mit der Entwicklung der Zellfläche beginnt, oder, dass derselben erst die Bildung je eines gegliederten Fadens vorangeht, um endlich ebenso wie die Mutterprothallien einen Fruchtspross zu erzeugen.

Auch bei anderen Arten von *Gymnogramme* gehören Adventivsprossungen zu den häufigeren Entwicklungserscheinungen des Prothalliums; z. B. bei *Gymnogramme Calomelanos* (Hofmeister, vergl. Unters.), *G. sulfurea* und *G. chrysophylla*. Besonders die letztere scheint eine sehr ausgiebige Fähigkeit zu solchen Adventiv-Bildungen zu haben, welche indessen bei dieser Species meist ameristisch bleiben, wol aber Antheridien in oft grösserer Anzahl zu erzeugen im Stande sind.

Ausser bei den genannten Arten der Gattung *Gymnogramme* sind randbürtige Adventivsprossungen aus der Fläche der Prothallien noch beobachtet worden an *Notochloena, Allosurus* (Hofmeister, vergl. Unters. S. 84), *Aspidium filix mas* (Pedersen, Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Vorkeimes der Polypodiaceen; in Mittheilungen aus dem Gesammtgebiet der Botanik von Schenk und Luerssen), *Ceratopteris thalictroides* (L. Kny, Entwicklungsgeschichte der Parkeriaceen) und von mir an mehreren Arten der Gattung *Asplenum*; es ist somit wol überhaupt anzunehmen, dass die Bildung von Adventivsprossen eine weit verbreitete Erscheinung in der Entwicklung des Farn-Prothalliums darstellt. In allen diesen letztgenannten Fällen geht der Entwicklung der Zellfläche entweder ein einreihiger oder auch zweireihiger Zellfaden voraus, oder — und dies ist der häufigere Fall — die Zellfläche entsteht sofort aus einer Zelle des Prothalliumrandes, indem dieselbe eine Scheitelzelle aussondert oder — in selteneren Fällen — auch sofort Randzellenwachsthum beginnt. Nach Vollendung der Zellfläche findet meist die Loslösung des Adventivsprosses von dem Mutterprothallium statt, nachdem derselbe inzwischen durch die Bildung von zahlreichen Haarwurzeln befähigt worden ist, selbständig die Nahrung aus dem Substrat in sich aufzunehmen. Die den neuen mit dem Mutterspross verbindenden Zellen bräunen sich hierbei anfangs und sterben alsdann allmählich gänzlich ab, wonach die Lostrennung des Adventivsprosses erfolgt.

Der Einfluss äusserer Bedingungen auf das Wachsthum des Prothalliums äussert sich am deutlichsten in den jugendlichen Entwicklungsstadien desselben.

Direktes Sonnenlicht und möglichst zerstreute Aussaat scheinen sogar die Möglichkeit zur sofortigen Entwicklung einer Zellfläche zu enthalten. Unter diesen Bedingungen kann selbst bei *Polypodium vulgare* die Bildung eines Vorkeimfadens auch gänzlich unterbleiben und an dessen Stelle sofort die Prothalliumfläche sich entwickeln (Fig. 4, F), ganz in gleicher Weise wie es in den oben behandelten normalen Fällen geschieht durch das Ansetzen einer nicht medianen Primärwand in der Spitzenzelle. Wenn dagegen diese beiden Faktoren, Raum und Licht nur in beschränkter Weise Zutritt haben, so findet stets eine mehr oder weniger erhebliche Entwicklung des Zellfadens, ja sogar auch des Keimschlauches statt, so dass der letztere oft bis zu einer beträchtlichen Länge heranzuwachsen vermag, ehe die erste Gliederung desselben eintritt.

Das Prothallium der Cyatheaceen. — Die Cyatheaceen stimmen so vollständig in der Entwicklung und dem Bau des Prothalliums mit den Polypodiaceen überein, dass es vollkommen genügt, auf die letzteren zu verweisen. Auch in der Ausbildung der Adventivsprosse, welche ebenfalls eine häufige Erscheinung am Cyatheaceen-Prothallium darstellen, finden sich keinerlei erwähnenswerthe Verschiedenheiten von den Polypodiaceen. Bei älteren Prothallien der Cyatheaceen entwickeln sich jedoch auf der Oberseite borstenförmige, glänzend gelbbraune Haarbildungen, welche auch dem unbewaffneten Auge leicht erkennbar sind. Derartige Trichom-Entwicklungen, welche besonders deutlich an den Prothallien von *Alsophila latebrosa* auftreten, fehlen allen übrigen Farnprothallien.

Das Prothallium der Schizaeaceen. — Von den Schizaeaceen hatte man bisher die Ansicht, dass sie eine Ausnahmestellung in der Entwicklung des Prothalliums einnehmen; indessen haben die eingehenden Untersuchungen Prantl's zur Genüge dargethan, dass die früheren Angaben auf Beobachtungsfehlern beruhen und dass die Schizaeaceen sich ebenfalls dem Prothalliumtypus der Polypodiaceen auf das engste anschliessen. Ganz besonders aber hat Prantl auch nachgewiesen, dass der Prothalliumtypus von *Aneimia* vollständig mit dem von *Allosurus* übereinstimmt, dessen Prothalliumachse ebenfalls meist etwas gekrümmt ist, so dass das axil angelegte Meristem lateral zu liegen kommt; ein Fall, der übrigens auch bei anderen Polypodiaceen häufig bei dem Auftreten eines lateralen Meristems anzutreffen ist.

Das Prothallium der Gleicheniaceen. — Die Gleicheniaceen sind entwicklungsgeschichtlich so gut wie gar nicht bearbeitet, das Prothallium derselben ist gänzlich unbekannt, und es weist daher diese Familie nach dieser Richtung hin eine Lücke auf.

Das Prothallium der Osmundaceen. — Die Keimung und die Entwicklung des Prothalliums von *Osmunda regalis* ist zuerst von Kny (Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Farnkräuter, Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik VIII. Band) beobachtet worden, dessen Resultate von Luerssen (Zur Keimungsgeschichte der Osmundaceen, vorzüglich der Gattung Todea) bestätigt und durch die Hinzuziehung der Gattung *Todea* für die ganze Familie erweitert worden sind. Neuerdings endlich hat Goebel (Entwicklungsgesch. des Prothalliums von *Gymnogramme leptophylla)* durch die Untersuchung der Prothalliumentwicklung, welche auf die erste Ausbildung zur Herzform folgt, die Beobachtungen der beiden erstgenannten Autoren vervollständigt. Nach den Untersuchungen von Kny und Luerssen stellt bereits die erste Entwicklung des Prothalliums aus der Spore insofern bedeutende Verschiedenheiten von der Entwicklung des Polypodiaceen-Prothalliums dar, als die Anlage der ersten Haarwurzel nicht seitlich erfolgt, also

die Wachsthumsrichtung derselben gegen die des jungen Prothalliums nicht um 90° verschieden ist, sondern vielmehr um 180°, die Keimung also eine bipolare ist. — Ebenso wie bei den tetraëdrischen Sporen der Polypodiaceen wird bei der Keimung das Exospor in Folge des Wachsthums des Endospors in den drei Kanten gesprengt; das letztere tritt in Gestalt einer stumpfen Papille hervor, der ersten Haarwurzel, welche sehr bald durch eine Querwand abgeschnitten wird, alsdann erst zu einem langen Schlauche auswachsend. In der zunächst noch vorwiegend in der Richtung der Längsachse (also in der zur Wachsthumsrichtung der ersten Haarwurzel diametral entgegengesetzten Richtung) wachsenden Vorkeimzelle tritt die erste Theilungswand meist parallel zu der die Haarwurzel abschneidenden Wand auf, welcher bei *Todea* nicht selten noch einige parallele Theilungswände folgen, so dass das Ganze alsdann einen kurzen Prothalliumfaden wie bei den Polypodiaceen bildet. In der Regel jedoch tritt auch hier wie bei *Osmunda* nur eine solche parallele Theilungswand auf, worauf jede der dadurch entstandenen Hälften durch eine senkrecht auf der letzten Theilungswand stehende Wand wiederum halbirt wird, so dass die primäre Prothalliumzelle nun in vier dem Volumen nach ziemlich gleich grosse Quadranten zerfällt. Bei *Osmunda regalis* wird nun eine der beiden oberen Quadrantenzellen nach Kny zur Scheitelzelle ersten Grades, welche sich durch eine Reihe abwechselnd nach zwei Richtungen erfolgender Theilungen verjüngt und die Bildung des Meristems veranlasst; jedoch ist die Verjüngung der zweischneidigen Scheitelzelle ebenso wie bei den Polypodiaceen eine begrenzte; in gleicher Weise wie bei diesen tritt später Randzellenwachsthum ein. Indem auf diese Weise ein gleicher Wachsthumstypus wie bei den Polypodiaceen hergestellt worden ist, gelangt das Meristem ebenfalls in eine Einbuchtung, so dass auch hier die für das Polypodiaceen-Prothallium typische Herzform entsteht. Bei *Todea* dagegen findet man ausser der eben für *Osmunda regalis* geschilderten Entwicklung der Zellfläche auch ebenso häufig die Bildung des Meristems mit sofortigem Randzellenwachsthum, ohne dass sich vorher eine Scheitelzelle ausgesondert hätte.

Ausser der Entwicklung zur Zellfläche findet aber auch häufig sofort die eines Zellkörpers statt, so bei *Todea* sowol, als bei *Osmunda cinnamomea*. Die der ersten in der primären Prothalliumzelle gebildeten Wand nahezu senkrecht aufgesetzten Theilungswände liegen alsdann nicht in derselben Ebene, sondern kreuzen sich in zwei senkrecht aufeinander stehenden Ebenen, worauf jedoch auch hier meist die Aussonderung einer keilförmigen Scheitelzelle und somit die Anlage eines Meristems erfolgt. Früher oder später zeigt sich übrigens auch in der Ausbildung des Meristems der flächenförmigen Prothallien eine gewisse Neigung zur Körperform. Das aus dem Meristem sich entwickelnde Gewebepolster bildet sich zu einer vielschichtigen Mittelrippe um, welche die Prothallien der Osmundaceen sehr deutlich charakterisirt; beiderseits ist dieselbe mit zahlreichen Archegonien besetzt. Wenn die letzteren nicht befruchtet werden, findet noch ein weiteres, ziemlich intensives Längenwachsthum dieser Mittelrippe statt, welche schliesslich als schmaler Spross aus der Prothalliumbucht herausragt. Ausser dieser Wachsthumsthätigkeit werden bei älteren Prothallien auch Verzweigungen erzeugt, wenn Randzellen seitlich der terminalen Bucht, aber dicht an derselben ein intensiveres Wachsthum zeigen, als die Nachbar-Randzellen und so zu einem neuen Prothalliumlappen auswachsen. Indem dieser Vorgang in der Regel mehrere Male an einem Prothallium vor sich geht, entsteht die gelappte, wellige Form, welche älteren Osmundaceen-Prothallien eigen ist. — Auch

Adventivsprosse findet man an den Prothallien der Osmundaceen, welche jedoch wahrscheinlich keine eigenartige Entwicklung zeigen, sondern sich ähnlich den randbürtigen Adventivsprossen der Polypodiaceen-Prothallien verhalten.

Das Prothallium der Marattiaceen. — Die Marattiaceen zeigen insofern einige Uebereinstimmung in der Prothalliumentwicklung mit den Osmundaceen, als auch hier die Zellen des jugendlichen Prothalliums sich sowol zur Bildung einer Zellfläche, als zu der eines Zellkörpers anordnen können. Unsere Kenntniss darüber basirt auf den Arbeiten von JONKMAN (Sitzungsberichte der Academie der Wissenschaften zu Amsterdam, 1875, u. Bot. Ztg., 1878) und LUERSSEN (Sitzungsber. der naturforschenden Gesellschaft zu Leipzig, 1875). Während jedoch die Entwicklung der körperlichen Prothallien mit rein bipolarer Keimung wie bei den Osmundaceen beginnt, tritt eine solche bei den sich zur Fläche entwickelnden Prothallien nicht auf. Das Endospor tritt zwar ebenfalls aus dem klaffenden Riss des Exospors als Papille hervor, dieselbe wird jedoch nicht zur ersten Haarwurzel wie bei den Osmundaceen, sondern zur ersten Prothalliumzelle, dieselbe rundet sich in der weitern Entwicklung mehr und mehr zur Kugelform ab und zeigt bald die fünf- bis zehnfache Grösse der Sporen. Bei der weitern Entwicklung des Prothalliums zur Zellfläche findet aber — bis auf die Zeit der Anlage der ersten Haarwurzel — wiederum eine völlige Uebereinstimmung mit *Osmunda regalis* statt, indem die primäre Prothalliumzelle ebenfalls succedan in 4 Quadrantenzellen getheilt wird. Auch hier hat nur einer dieser Quadranten die Fähigkeit, ein Meristem auszubilden, welches die Aussonderung einer zweischneidigen Scheitelzelle und den bekannten Uebergang in Randzellenwachsthum ebenfalls sehr deutlich zeigt. Das Gewebepolster, welches bei den Marattiaceen noch kräftiger und mehrschichtiger ausgebildet ist, als bei den Osmundaceen, soll nach JONKMAN hierbei schon verhältnissmässig sehr früh angelegt werden, während die Bildung der ersten Haarwurzeln verhältnissmässig spät erfolgt; dieselben bräunen sich niemals, auch nicht bei sehr alten Prothallien. Ganz anders gestaltet sich die Anlage der ersten Haarwurzel bei denjenigen Prothallien, welche sofort mit der Bildung eines Zellkörpers beginnen; bei diesen tritt, wie bereits oben bemerkt, in bipolarer Weise die erste Haarwurzel schon bei der Keimung hervor und wird durch eine Membran von der Prothalliumzelle abgetrennt, kurz nachdem, oder bevor sich die primäre Prothalliumzelle getheilt hat; worauf Quadrantenwände gebildet werden, denen Octantenwände folgen, so dass das Prothallium schon früh zum Zellkörper wird. Die unteren 4 Octantenzellen nehmen an der weitern Entwicklung des Prothalliums keinen Antheil, von ihnen entspringen nur noch Haarwurzeln. Die Ausbildung des eigentlichen Prothalliums beruht vielmehr allein auf den oberen 4 Octantenzellen, welche zur Oberseite zunächst parallele Theilungen eingehend sich im Uebrigen ebenso verhalten, wie die 4 Quadrantenzellen der flächenförmigen Vorkeime, indem die Bildung des Meristems ebenfalls nur auf einen Quadranten zurückzuführen ist, mit schliesslicher Entwicklung des Randzellenwachsthums. So besonders bei *Angiopteris*. Die Prothallien von *Marattia* dagegen zeigen beiderlei Arten der Entwicklung, sowol die zur Zellfläche, als die zum Zellkörper gleich häufig.

Soweit man die Sache jetzt zu überblicken im Stande ist, stellen die beiden im Vorhergehenden mitgetheilten Fälle des Entwicklungsganges die beiden typischen und zugleich auch die beiden häufigsten Fälle dar. Bezüglich der sofort zu Zellkörpern ausgebildeten Prothallien ist jedoch hervorzuheben, dass nach JONKMAN die Entwicklung der oberen Octantenzellen mitunter dahin abändert, dass dieselben mit der Bildung eines Zellfadens beginnen, aus dessen

Zellen in einem späteren Entwicklungsstadium eine Zellfläche entsteht. Auch aus den unteren Octantenzellen kann ein ähnlicher Faden hervorgehen, aus welchem jedoch nicht immer eine Zellfläche gebildet wird, sondern aus der Endzelle entwickelt sich ein Antheridium, wie z. B. bei *Angiopteris*, niemals aber bei *Marattia*. Die Bildung eines Zellfadens erfolgt endlich mitunter an Stelle der beiden typischen Fälle direkt aus der keimenden Spore, wobei sich das austretende Endospor stark keulenförmig verlängert und seine Theilungen erfährt nach Art der Prothallienfäden der Polypodiaceen.

Die Ansicht LUERSSEN's, dass ein derartiger Faden bei der Keimung der bilateral gebauten Sporen entstehe, also die Verschiedenheit der Prothalliumbildung der Verschiedenheit der Sporen zuzuschreiben sei, hat sich durch die Untersuchungen JONKMAN's nicht als haltbar erwiesen, da bei den Culturversuchen des letzteren sich ergab, dass von den Sporen der *Marattia*-Arten nur die bilateralen keimten, nicht nur nach Art der Polypodiaceen-Vorkeime, sondern auch häufiger den Entwicklungsgang der oben näher beschriebenen beiden typischen Fälle nahmen. Es ist vielmehr anzunehmen, dass die Bildung eines Prothalliumfadens, wie bei den übrigen Farnkräutern auf äussere Bedingungen zurückzuführen ist, wie Mangel an Licht und Raum, und das umsomehr, als es an analogen Erscheinungen bei den übrigen Familien der Farne, Polypodiaceen etc. nicht mangelt.

Die richtige Erkennung der Wachsthumsverhältnisse wird erschwert durch das Auftreten von vielfachen Adventivsprossen, welche sich jedoch früher oder später vom Mutterprothallium loslösen. Abgesehen davon jedoch zeichnen sich die Marattiaceen-Vorkeime durch ihre tiefgrüne Farbe anderen Farnprothallien gegenüber aus, sowie durch das stark halbkugelig vorspringende Gewebepolster auf der Unterseite, wo keine der überhaupt nicht in grosser Menge gebildeten Haarwurzeln mehr auftreten. Ob dieses Gewebepolster in ähnlicher Weise wie das der Osmundaceen (resp. *Osmunda regalis*) und Schizaeaceen noch eines weitern Wachsthums fähig ist, wenn die Archegonien nicht befruchtet werden, muss noch dahingestellt bleiben; der dadurch gebildete Zellkörper macht es indessen sehr wahrscheinlich, da die Antheridien auch hier in den Gewebekörper des Prothalliums eingebettet sind, und somit die dem körperlichen (unterirdischen) perennirenden Prothallium eigenthümliche Anlage der Sexualorgane zeigen.

Allen derartigen Untersuchungen stehen als bedeutendes Hinderniss entgegen die vielfachen Misserfolge, welche die betreffenden Culturen in den meisten Fällen liefern. Um desto mehr ist es daher anzuerkennen, dass Herr Garteninspector E. MAYER in Carlsruhe in dem Piquiren der Vorkeime eine Methode aufgefunden hat, durch welche die Entwicklung junger *Marattia*-Pflanzen sehr begünstigt wird. Die Prothallien sind etwa 8—10 Wochen nach der Aussaat so gross, dass sie verschnitten (piquirt) werden, jedoch erwies sich das Zerschneiden der Prothallien besonders dann als ausserordentlich vortheilhaft, wenn jedes der abgeschnittenen Stücke eine oder einige der tief eingeschnittenen Buchten des Randes des Vorkeims beibehielt und das Kissen des Prothalliums unter die einzelnen Stücke möglichst gleichmässig vertheilt war. In diesem Falle brachten fast sämmtliche zerschnittenen Vorkeime in 4—6 Wochen ihre ersten Wedel hervor, während sonst 6—8 Monate vergingen, ehe sich die ersten Wedel an einigen wenigen Prothallien zeigten. — Auch bei *Gleichenia dicarpa*, welche ebenfalls von E. MAYER in grosser Menge aus Sporen erzogen wurde, erwies sich öfters das Piquiren der Prothallien von grossem Vortheil, trotzdem brauchten dieselben von ihrem ersten Erscheinen bis zur Bildung des ersten Wedels etwa fünf Monate.

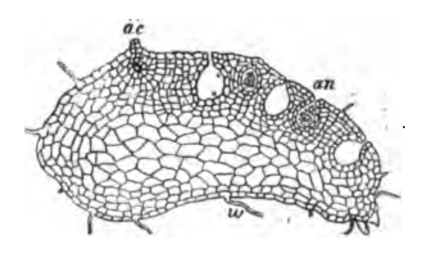


Fig. 5.
Längsschnitt durch das Prothallium von *Botrychium Lunaria*. — an Antheridien, zum Theil schon entleert, ac ein Archegonium. Nach HOFMEISTER. Vgr. 50.

Das Prothallium der Ophioglosseen. — Bei den Ophioglosseen endlich finden wir ein vollständig körperliches und unterirdisches Prothallium; es bildet zu diesem das Prothallium der Marattiaceen den Uebergang, bei welchem ebenfalls auch die Antheridien in die Prothallien eingesenkt sind. Die Entwicklung des Ophioglosseen-Prothalliums ist

vollständig unbekannt, unsere Kenntniss desselben beschränkt sich nur auf die fertigen Zustände, welche von HOFMEISTER (Beiträge zur Kenntniss der Gefässkryptogamen II.) an *Botrychium Lunaria* und von METTENIUS (filices horti botanici Lipsiensis, 1856) an *Ophioglossum pedunculosum* untersucht worden sind. Trotzdem werden wir nach der Analogie der Marattiaceen einerseits und der Lycopodiaceen andererseits es auch für die Ophioglosseen für wahrscheinlich erachten müssen, dass die Keimung derselben ebenfalls oberirdisch ist, und dass die Prothallien wenigstens anfangs Chlorophyll entwickeln, also grün sind. Ist diese Vermuthung richtig, so würde das sogenannte unterirdische Prothallium der Ophioglosseen morphologisch nur das aus dem Meristem hervorgegangene Gewebepolster des Prothalliums darstellen, welches in einen Dauerzustand übergegangen ist und als Analogon zu dem Fruchtspross von *Gymnogramme leptophylla* aufzufassen sein.

b) Die Schachtelhalme.

Das Prothallium der Equisetaceen. — Die ersten sichtbaren Anzeichen der Keimung der mit einem deutlichen Zellkern versehenen grünen Sporen bestehen darin, dass das Endosporium durch Wasseraufnahme aufquellend bis auf etwa das Doppelte des ursprünglichen Volumens anschwillt. Das Exospor, welches dieser Ausdehnung nicht zu folgen vermag, berstet hierbei in zwei hohlkugelige Klappen. Zu derselben Zeit bereits findet die Sonderung des protoplasmatischen Sporeninhaltes statt, dessen Resultat die Abtrennung der ersten Haarwurzelzelle ist, welche also bereits in der noch kugeligen Spore vor sich geht. (Fig. 6, C). Zuerst eine verhältnissmässig kleine, linsenförmige Zelle darstellend, mit deutlichem Zellkern in ihrer Mitte, wächst die junge Haarwurzel sehr bald zu einer mehr oder weniger hervorstehenden Papille aus. Der andere, grössere Theil der Spore stellt direkt die primäre Prothallienzelle dar, in welcher eine reichliche Entwicklung körnigen Chlorophylls stattfindet, während die erste Haarwurzelzelle sich schon von Anfang an durch mehr oder minder grossen Mangel an körnigem Chlorophyll auszeichnet.

Die weitere Entwicklung des Prothalliums findet nun unter normalen Wachsthumsbedingungen meist in der Weise statt, dass die primäre Prothalliumzelle durch eine auf der Scheidewand der ersten Haarwurzel senkrecht stehende Wand halbirt wird (Fig. 6, E), während die Haarwurzel allmählich zu einem verhältnissmässig sehr langen, einzelligen Schlauch auswächst. Die dadurch entstandenen ersten beiden Prothalliumzellen werden zu Mutterzellen zweier gegliederten heliotropen Prothalliumfäden (Fig. 6, F), welche entweder sofort als solche sich von einander trennen können (Fig. 6, F) oder erst nach einigen Quertheilungen, um alsdann ebenfalls zu separirten Prothalliumfäden auszuwachsen. Nicht selten tritt jedoch auch der Fall ein, dass die eine der beiden ersten Prothalliumzellen sich in gleicher Weise wie die Mutterzelle theilt, d. h. also durch eine in der Richtung der Längsachse auftretende Theilungswand halbirt wird, welche sowol auf der Scheidewand der ersten Haarwurzelzelle als auch auf der ersten Theilungswand der primären Prothalliumzelle senkrecht ansetzt (Fig. 6, I). Dadurch wird die Bildung eines dreizelligen Zellkörpers bedingt, dessen drei Zellen in der Längsachse des Prothalliums auswachsend früher oder später ebenfalls wie in dem vorher beschriebenen Falle zu gegliederten Prothalliumfäden werden (Fig. 6, K). Aber auch bei den Equiseten ist das fadenförmige Wachsthum des Prothalliums, resp. der einzelnen Prothalliumsprosse durch das wiederholte Auftreten einander paralleler Querwände ein beschränktes. Nach Verlauf einer gewissen Anzahl von

Querwänden wird die Endzelle des Prothalliumfadens durch eine zur letzten Querwand senkrechte Theilungswand halbirt (Fig. 6, H) und so das Wachsthum bandförmiger Flächen eingeleitet, welche sich entweder durch das abwechselnde Auftreten von Anticlinen und Periclinen noch weiter bandförmig ausbreiten oder wiederum Prothalliumfäden erzeugen, indem jede der beiden neu entstandenen Endzellen auf's Neue zu einem Prothalliumfaden auswächst.

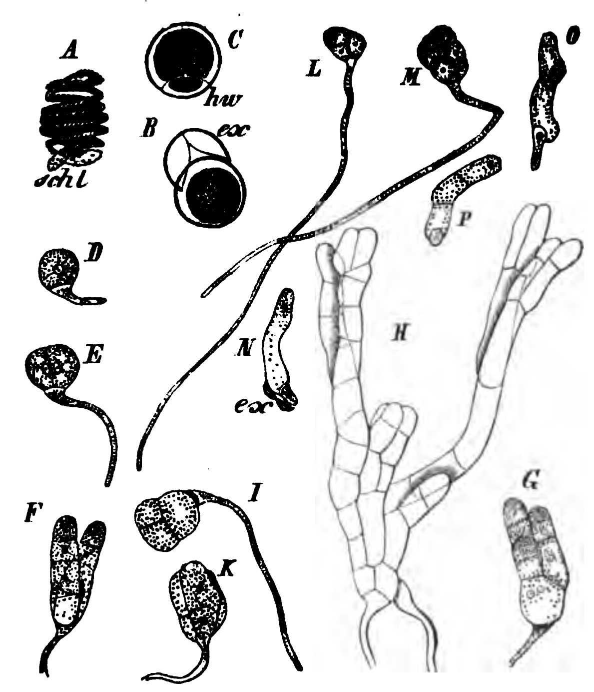


Fig. 6.

Keimung und Prothallium der Schachtelhalme.

A—K. *Equisetum arvense.* A reife Spore, schl die Elateren. B Abwerfung des Exosporiums ex. C Trennung der ersten Haarwurzel von dem übrigen Sporenraume, noch ehe sich eine Ausstülpung gebildet hat. D—H weitere Entwicklung des Prothalliums im diffusen Tageslicht, bei H die Neigung zur flächenförmigen Ausbildung schon sehr deutlich. I—K aus der Spore entstehen drei heliotrope Prothalliumfäden. L—P *Equisetum palustre.* L—M zwei auf einander folgende Entwicklungsstadien bei direktem Sonnenlicht; die Ausbildung der Haarwurzeln ist sehr auffallend. N—P gleiche Entwicklungsstadien, in dauernder Beschattung erzogen.— Sämmtliche bei L—P abgebildeten Vorkeime stammen von einer und derselben Sporangienaehre des *Equisetum palustre* und sind zu derselben Zeit ausgesäet worden. Die in L und N abgebildeten Prothallien 5 Tage, die in M, O und P abgebildeten 10 Tage nach der Aussaat. A—C 180 mal vergrössert, D—K 70 mal vergrössert, L—O 60 mal vergrössert.

Die Entwicklung des Prothalliums der Equiseten bietet somit vielfache Variationen dar, deren innerer Zusammenhang bei den bis zur Zeit nur sehr spärlichen Beobachtungen noch nicht festzustellen ist. Soviel ist jedoch sicher, dass als ein einheitliches Wachsthumsgesetz das Gesetz der rechtwinkligen Schneidung in einer viel grösseren Schärfe hervortritt, als bei den Prothallien der übrigen Gefässkryptogamen und es wird auch von solchen Prothallien nicht aufgegeben, welche ameristisch bleiben. Diese Prothallien erzeugen schliesslich in basipetaler Folge die Antheridien.

Die Ausbildung der Archegonien ist auch hier an ein Meristem gebunden, an welchem sie ebenfalls in acropetaler Reihenfolge angelegt werden (Fig. 7, ar). Mit Bezug auf den Wachsthumstypus bezeichne ich das Meristem des *Equisetum*-Prothalliums mit Prantl (Flora, 1878) als Marginal-Meristem, da eine gleichmässige Thätigkeit desselben am ganzen Rande stattfindet.

Die Randzellen des Meristems sowol, als die Zellen ameristischer Prothallien haben die Fähigkeit, Verzweigungen hervorzubringen, welche jedoch wiederum stets ameristisch sind, oft jedoch flächenartig sich ausbreiten. Hierbei findet

ein dem Randzellenwachsthum des Farnprothalliums ähnliches, abwechselndes Ansetzen von Anticlinen und Periclinen statt, ohne dass es jedoch auch in diesem Falle je zur Bildung eines Meristems käme. Dadurch, dass derartige Bildungen sehr häufig namentlich an meristischen Prothallien auftreten, entstehen getrennte Prothalliumlappen in grosser Anzahl, welche dem ganzen Prothallium ein von den Farn-Prothallien höchst verschiedenes Aussehen geben.

Da die Bildung des Meristems erst sehr spät erfolgt, so leuchtet es ein, dass die Antheridien, deren Anlage nicht nothwendigerweise an dem Meristem erfolgen muss, viel früher als die Archegonien auftreten können. Die Anlage des ersten Antheridiums erfolgt hierbei meist aus der Umwandlung der Endzelle eines bandförmigen Prothalliumsprosses (man vergl. hierbei S. 183), wobei derselbe mehrere Zelllagen dick, also körperlich wird. Die Anlage weiterer Antheridien — der Prothalliumspross schliesst nur sehr selten mit der Bildung eines einzigen Antheridiums ab — geht in succedan basipetaler Weise vor sich, so dass an älteren Prothallien sich oft eine grosse Anzahl von Antheridien findet, in allen Stadien der Entwicklung. Die bereits entleerten Antheridien werden röthlich braun und erscheinen dem unbewaffneten Auge als kleine, röthliche, durchscheinende Anschwellungen; der Prothalliumspross selbst wird dabei dick und fleischig. Da an solchen Sprossen sich mehrfach laterale Verzweigungen bilden, welche, ein gleiches Wachsthum innehaltend wie der Muttersspross, ebenfalls Antheridien entwickeln, so kann man an den Culturen lange Zeit hindurch (oft noch den ganzen Winter) Antheridien beobachten. Diese Verzweigungen können, auch nach Art von Adventivsprossen, sich von dem Mutterspross loslösen und zu selbständigen Sprossen werden. Die die Archegonien erzeugenden Prothallien sind um vieles kräftiger, als die rein männlichen Prothallien und brauchen, ganz abgesehen von der sehr spät erfolgenden Bildung des Meristems, auch mehr Zeit zu ihrer Entwicklung. Die ersten Anlagen der Archegonien treten meist erst 2—3 Monate nach der Aussaat auf, während man stets 5—6 Wochen nach der Aussaat schon reife Antheridien beobachten kann.

Das Meristem wird auch bei den Prothallien von *Equisetum* allmählich Veranlassung zu einer mehr körperlichen Ausbildung, indem die gesammte, von ihm genetisch abzuleitende Gewebemasse sehr bald mehrschichtig wird und also gewissermassen das Analogon zu dem Gewebepolster der Farne darstellt.

Ueber die Art und Weise der ersten Anlagen des Meristems existiren noch keine weiteren Angaben, wie überhaupt eingehende Untersuchungen über die Prothalliumentwicklung der Schachtelhalme noch fehlen.

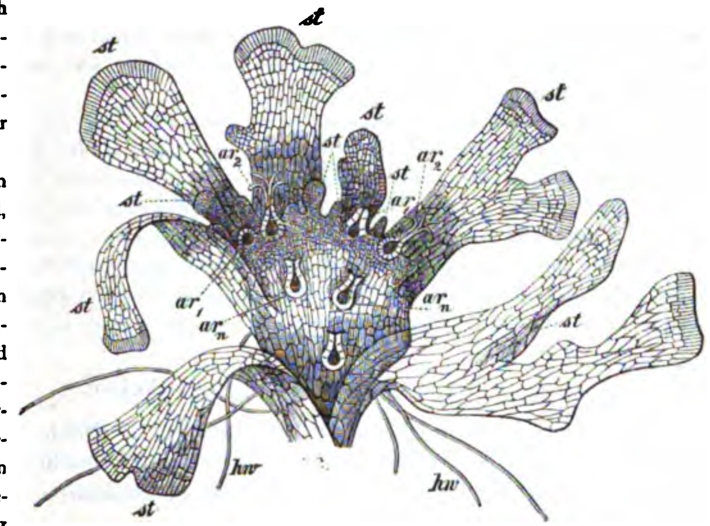
Die scharf ausgeprägte Dioecie des Equiseten-Prothalliums wird nur sehr selten aufgegeben; nach meinen Erfahrungen tritt dies nur bei weiblichen Prothallien ein. In diesem Falle bilden sich die ameristischen Verzweigungen (man vergl. oben) früher oder später zu Antheridien tragenden um, ganz in gleicher Weise, wie es bei den Sprossen des männlichen Prothalliums geschieht; während neue Archegonien sich nicht weiter entwickeln, die bereits entwickelten aber absterben. Indessen ist es bei sehr üppigen Culturen nicht selten, dass Antheridien sich auch direkt aus den Randzellen des Meristems entwickeln.

Die grosse Mannigfaltigkeit in der Ausbildung des Equiseten-Prothalliums hat, abgesehen von der durch die scharf ausgeprägte Dioecie an und für sich schon bedingten Verschiedenheit der Entwicklung, zum Theil auch seinen Grund in den nicht stets gleichen Bedingungen, welchen die Culturen ausgesetzt werden. Ganz besonders ist der Einfluss eines mehr oder weniger vollkommenen Licht-

zutrittes ein sehr erheblicher für die Art und Weise der Ausbildung des Prothalliums.

Bei den in dauernde Beschattung gebrachten Aussaaten von *Equisetum palustre* und *Equisetum limosum* findet zunächst gar keine Theilung der primären Prothalliumzelle statt, sondern dieselbe wächst in die Länge zu einem dicken Schlauche heran, um sich erst sehr spät (nach etwa 8—10 Tagen) zu einem zweizelligen Prothalliumfaden zu gliedern, während das Wachsthum der ersten Haarwurzel ein ausserordentlich geringes ist (Fig. 6, N—P). Selbst nach 3—4 Wochen bringen solche Prothallien es kaum über die Bildung eines gegliederten Fadens hinaus. In direktem Sonnenlicht dagegen entwickelt sich die erste Haarwurzel zu einer sehr bedeutenden Länge, während die Theilung der primären Prothalliumzelle in der oben beschriebenen, normalen Weise stattfindet (Fig. 6, L—M).

Fig. 7. Weibliches Prothallium von Equisetum arvense, oberer Theil.



Das Meristem ist auch hier durch den reichlichern protoplasmatischen Inhalt und die intensivere Theilung seiner Zellen ausgezeichnet, welche in Folge dessen auch hier kleiner sind, als die in den Dauerzellen-Zustand übergegangenen. — Von dem Meristem nehmen zahlreiche Archegonien und sterile Sprosse in acropetaler Folge ihren Ursprung. — ar die Archegonien, ar_2 ein noch in der Entwicklung begriffenes, ar_1 ein völlig entwickeltes Archegonium, welches sich soeben geöffnet hat; ar_n unbefruchtet gebliebene, bereits im Absterben begriffene Archegonien, welche sich durch die dunkelbraune Färbung des Inhaltes des Halses und des Bauches auszeichnen. st die sterilen Sprosse. hw die Haarwurzeln. Vgr. etwa 20.

Die ersten Haarwurzeln dringen nicht in das Substrat ein, sondern sind vielmehr positiv heliotrop. Bei ihrer Ausbildung zu langen, engen Schläuchen werden sie daher, besonders bei etwas dichteren Aussaaten für das unbewaffnete Auge leicht zu der Täuschung Veranlassung, dass die gesammte Cultur mit Pilz-Mycelien überzogen sei. Genauere Untersuchungen über diese Verhältnisse wären im höchsten Grade erwünscht.

Das Gelingen der durch Aussaaten von Sporen bewirkten Culturen hängt demnach in erster Linie von genügendem Lichtzutritt ab; mir ist es sogar nach mehrfachen Culturversuchen nicht unwahrscheinlich geworden, dass die Anlage eines Meristems durch den direkten Zutritt von Sonnenlicht begünstigt wird.

Aber die auch unter den denkbar günstigsten Bedingungen erzogenen und gut gedeihenden Culturen sind vielfachen Schwierigkeiten durch äussere Feinde ausgesetzt, von denen der schlimmste und gefährlichste ein Pilz aus der Familie der Saprolegniaceen ist, den ich *Pythium Equiseti* benannt habe und dessen Entwicklungsgeschichte ich ausführlich (Beiträge zur Biologie der Pflanzen, herausgegeben von F. COHN, I. Bd., 3. Heft) beschrieben habe. Die durch diesen Pilz

erregte Krankheit äussert sich zunächst darin, dass etwa 2—3 Wochen nach der Aussaat die bis dahin schön grünen Prothallien eine hellbräunliche Färbung zeigen, welche allmählich immer dunkler wird; die Prothallien schrumpfen dabei gänzlich zusammen und lassen endlich dem unbewaffneten Auge kaum noch erkennbare Ueberreste zurück. Auch Algen, besonders *Nostoc commune, Anabaena licheniformis, Cylindrospermum humicola* u. s. w., sowie Moosprotonemata treten, wenn die Culturen etwas feucht gehalten worden sind, in grosser Menge auf. Tritt hierzu noch *Vaucheria sessilis*, so verbreitet sich dieselbe leicht über die ganze Cultur, dieselbe fast vollständig überziehend, so dass die jungen Prothallien schliesslich gänzlich erstickt werden. Diese Gefahr ist jedoch der Zeit nach eine viel spätere, als die durch *Pythium Equiseti* hervorgebrachte und tritt auch in den allerungünstigsten Fällen doch erst 5—6 Wochen nach der Aussaat ein. Ausserdem lässt sich dem Ueberhandnehmen der Algen und Moosprotonemata dadurch leicht vorbeugen, dass man die Culturen vor zu grosser Feuchtigkeit schützt, was am besten dadurch geschieht, dass man die Culturen nur von oben her, vermittelst einer feinen Brause befeuchtet, während anfangs für die Keimung und erste Entwicklung des Prothalliums den Culturen ebenso wie den Farn-Aussaaten am besten von unten her die nöthige Feuchtigkeit zugeführt wird. Die Befeuchtung der bereits weiter gediehenen Culturen durch eine Brause von oben her ist auch insofern von Vortheil, da bei dem streng heliotropen Wachsthum des Meristems und der Archegonien die letzteren sich nach oben öffnen, und denselben also die Spermatozoïden nun leichter zugeführt werden.

Bei den Prothallien von *Equisetum palustre* und *Equisetum limosum* tritt jedoch sogar bei den bis zur Bildung junger Pflanzen vorgeschrittenen Culturen, also Mitte September ein zweites *Pythium* auf, *Pythium autumnale*, welches von dem oben erwähnten *Pythium Equiseti* verschieden ist und auch in der Art und Weise der Zerstörungsfähigkeit sich insofern anders äussert, als die Prothallien durch die Einwirkung desselben nicht gelbbraun werden, sodann dunkelgrün bis grünschwarz, im Uebrigen jedoch ebenfalls welk werden und endlich völlig zusammenschrumpfen (man vergl. über Infektionen, welche *Pythium*-Arten an lebenden Pflanzen hervorbringen, Tageblatt d. 49. Naturforscher-Versammlung zu Hamburg, 1876. Auch in der Bot. Ztg. 1877. No. 19).

c) Die Bärlappgewächse.

Das Prothallium der Lycopodiaceen. — Noch weniger, als bei den Equiseten ist uns die Entwicklungsgeschichte des Prothalliums der Lycopodiaceen bekannt. Es ist bis jetzt nur an einer Art, *Lycopodium inundatum*, einem Beobachter, De Bary, gelungen, Sporen zur Keimung zu bringen (Ueber die Keimung der Lycopodiaceen. Berichte d. naturf. Ges. zu Freiburg i. Br. 1858. Heft IV).

Nach dem dreiklappigen Bersten des Exospors tritt das Endospor nebst dem Sporeninhalt als mehr oder weniger kugelige Blase hervor, um sich sehr bald in zwei halbkugelige Tochterzellen zu theilen. Die eine dieser Zellen, an welcher das zerborstene Exospor zunächst noch haften bleibt, die Basilarzelle geht keine weitere Theilungen ein. Die andere derselben dagegen wird ganz unmittelbar zur Scheitelzelle, welche sich durch abwechselnd geneigte Wände theilt. Die dadurch entstandenen Segmente werden durch eine ihrer Aussenfläche parallelen Wand in zwei ungleiche Tochterzellen getheilt, nämlich eine axile, kleinere, keilförmige, und eine peripherische, grössere, halbringförmige; es entsteht also auf diese Weise ein ovaler Zellkörper. Die peripherischen Zellen derselben führen stets einiges Chlorophyll, die axilen dagegen nur zuweilen.

Die grössten beobachteten Keime zeigten im Ganzen 11 Zellen, nämlich ausser der Basilar- und Scheitelzelle 4—5 peripherische und 4 von diesen umgebene, die axile Reihe darstellende. In den überwiegend häufigeren Fällen sogar fand De Bary nur 7—8 zellige Zustände. Trotz mannigfacher Bemühungen war es nicht möglich, weitere Entwicklungsstadien aufzufinden.

Erst vor wenigen Jahren, im September 1872, gelang es Fankhauser (Ueber

den Vorkeim von Lycopodium. Bot. Ztg. 1873) bei Langenau im Emmenthal in der Schweiz) zwischen Moosen eingebettet ausgewachsene Vorkeime von *Lycopodium annotinum* mit Keimpflänzchen aufzufinden (Fig. 1). Die Prothallien zeigten durchweg Knollenform und sind auch gleich denen der Ophioglosseen unterirdisch und chlorophylllos. Von aussen betrachtet stellen sie gelblich-weisse, wulstig-lappige, mit kleinen und ziemlich spärlich vorhandenen Wurzelhaaren besetzte Gebilde dar (Fig. 1).

Die Antheridien sind nach den Abbildungen FANKHAUSER's eirund und dem Prothallium eingebettet, aber nach oben hin nur von einer einzigen Zellenschicht bedeckt. Sie treten meist in grosser Anzahl auf. Da auf denselben Prothallien Antheridien und Keimpflänzchen gefunden worden sind, so geht daraus hervor, dass die Prothallien monoecisch sind. Die Archegonien sind bis jetzt allerdings noch nicht aufgefunden worden, indessen ist aus der Anlage der jungen Pflanzen zu schliessen, dass sie nach oben gerichtet sind. In der Regel scheint aus einem Prothallium auch nur eine junge Pflanze hervorzugehen, wenn jedoch dieselbe durch irgend einen Zufall beschädigt oder verletzt wird, so ist die Möglichkeit gegeben, dass nun eine zweite Keimpflanze zur Entwicklung kommt. Es geht daraus hervor, dass mehrere Archegonien auf einem und demselben Prothallium, und zwar wahrscheinlich in succedaner Folge angelegt werden.

Aus der Entwicklung der Prothallien ergiebt sich somit auch, dass die Lycopodien auch nur einerlei Sporen besitzen.

5. Die Entwicklung und der Bau der Sexualorgane.

Bei den im Vorhergehenden behandelten Familien (*Filices*, *Equisetaceae* und *Lycopodiaceae*) ist bereits auf die Fähigkeit der Prothallien, auf kürzerem Wege, als dem der vorhergegangenen Ausbildung des Meristems zur Entwicklung der Sexualorgane zu gelangen, hingewiesen worden. So z. B. bei den Farnen, wo auch an ameristischen, ja sogar einzelligen Prothallien Antheridien ausgebildet werden. In den normalen Fällen jedoch geschieht die Entwicklung der Sexualorgane auf einem selbstständig sich ernährenden Gewebekörper, Prothallium, welches in der oben beschriebenen Weise aus der keimenden Spore hervorgegangen ist.

Die Rhizocarpeen, Selaginelleen und Isoëteen dagegen entwickeln meist nur sehr rudimentäre, also ameristische Prothallien (mit Ausnahme der Salviniaceen). Die Anlage der Sexualorgane, resp. die sexuëlle Differenzirung ist bereits durch den Bau der Sporen gegeben, welche man daher auch als männliche und weibliche Sporen unterscheidet. Dieselben sind schon äusserlich durch die verschiedene Grösse leicht zu erkennen, so dass man direct die weiblichen Sporen als die grossen Sporen (Macrosporen) von den männlichen, den kleinen Sporen (Mikrosporen) unterscheidet. Im Nachfolgenden werden demnach die Mikrosporen oder männlichen Sporen bei der Erörterung der Antheridien (der männlichen Organe), die Makrosporen oder weiblichen Sporen dagegen bei der Entwicklungsgeschichte der Archegonien (der weiblichen Organe) ihre Besprechung finden.

1. Die Antheridien.

Die Antheridien, die die Spermatozoïden erzeugenden, also männlichen Organe sind bei den einzelnen Abtheilungen der Gefässkryptogamen äusserlich sehr verschieden gestaltet und innerhalb der Filicineen auch von sehr verschieden morphologischer Bedeutung. Bei den Polypodiaceen z. B. sind die Antheridien

Trichome, bei den Marattiaceen und Lycopodiaceen dagegen wahrscheinlich endogene Bildungen, u. s. w. Ihre Entwicklungsgeschichte lässt daher eine zusammenfassende Darstellung nicht zu, die Erörterung wird demnach mehrfach auf die einzelnen Familien zurückgreifen müssen.

Die Antheridien der Hymenophyllaceen, Polypodiaceen, Cyatheaceen, Schizaeaceen und Osmundaceen. — Die Antheridien der eben genannten Familien der Gefässkryptogamen sind diejenigen, welche ihrer Entstehung nach als Trichome, d. h. Haargebilde, aufzufassen sind. Sie mögen daher hier eine gemeinsame Besprechung finden. In den bei weitem meisten Fällen (Ausnahme z. B. *Ceratopteris*, s. u.) nehmen die Antheridien dieser Familie im ausgebildeten Zustande annähernd Kugelform an und lassen bei ihrer Entwicklung stets deutlich eine an Protoplasma reiche Centralzelle erkennen, aus welcher in Folge mehrfacher Theilungen die Spermatozoïden-Mutterzellen hervorgehen (Fig. 7). Indessen ist die Entwicklung der Antheridien der oben genannten Farnfamilien trotz der morphologischen Gleichwerthigkeit und der grossen Einfachheit des Baues keineswegs eine durchaus übereinstimmende.

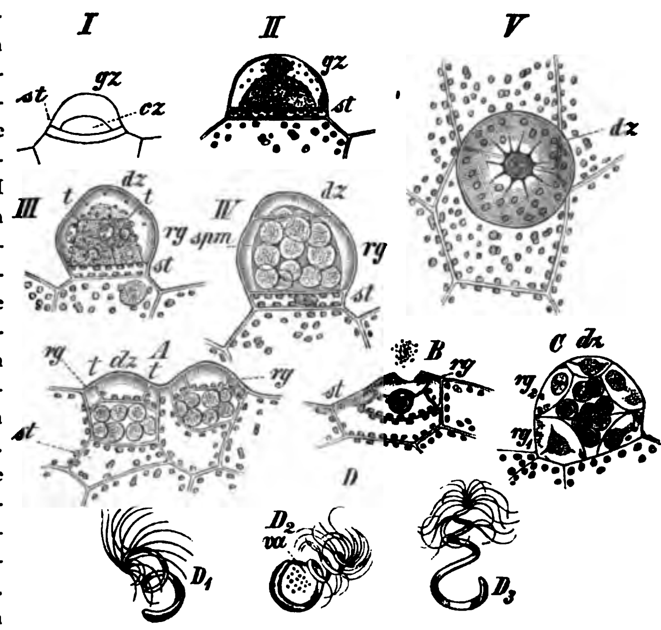
Eine der einfachsten Entwicklungsformen bieten die Antheridien von *Aneimia hirta*. Die bei der Reife mehr oder weniger kugeligen Antheridien dieser Farnspecies (Figur 7) bestehen aus drei die Centralzelle (cz) umgebenden, Chlorophyll führenden Wandzellen; aus einer flachen cylindrischen Stielzelle (st), einer ihr aufgesetzten, verhältnissmässig hohen Ringzelle (rg) und einer Deckelzelle (dz) von der Form eines Kugelabschnittes. Der von diesen drei Zellen umschlossene Raum, die ursprüngliche Centralzelle (cz), wird von den Spermatozoïden-Mutterzellen erfüllt.

Bei der Anlage des Antheridiums wölbt sich die Aussenwand einer Prothalliumzelle in ähnlicher Weise, wie bei der Entstehung eines Wurzelhaares blasig hervor zu einer Ausstülpung, welche sich sehr bald durch eine Querwand von der Mutterzelle abtrennt und direkt die Mutterzelle des Antheridiums darstellt. In derselben wird nun durch eine zur vorhergehenden parallele Wand eine sehr schmale Stielzelle (Fig. 7, st) gebildet, welcher sich eine nach aussen gewölbte, uhrglasförmige Scheidewand aufsetzt, so dass eine innere Zelle von der Gestalt einer biconvexen Linse (Fig. 7, cz) von einer sie bedeckenden, flach glockenförmigen Zelle (gz) abgeschieden wird. Diese beiden Zellen wölben sich nun weiter gemeinschaftlich stark nach aussen, bis die innere derselben etwa die Form einer Halbkugel erlangt hat; alsdann entsteht in der oberen glockenförmigen Zelle eine nach oben sich erweiternde trichterförmige Scheidewand (tt), durch welche eine Deckelzelle von einer hohlcylindrischen Hüllzelle (Ringzelle) abgetrennt wird. Das Antheridium besteht demnach in diesem Zustande (Fig. 7, III) aus der Stielzelle (st), der Ringzelle (rg), der Deckelzelle (dz) und der von diesen umgebenen Centralzelle, welche letztere, fortan allein weitere Theilungen eingehend, schliesslich in die Spermatozoïden-Mutterzellen (Fig. 7, IV spm) zerfällt. Diese runden sich nun allmählich ab und entwickeln entweder innerhalb oder auch erst ausserhalb des Antheridiums die Spermatozoïden in der unten (S. 193) näher beschriebenen Art und Weise. Die Entleerung der reifen Spermatozoïden-Mutterzellen erfolgt stets durch einen unregelmässigen Riss in der Deckelzelle (Fig. 7, V.), womit eine beträchtliche Dehnung der Stiel- und Ringzelle verbunden ist. Kny schliesst daraus, dass das Oeffnen des Antheridiums vorzüglich durch die Turgescenz dieser beiden Zellen bewirkt werde.

Diesen zuerst von Kny (Bau und Entwicklung des Farn-Antheridiums)

geschilderten Entwicklungsgang nehmen häufig auch die Antheridien der Polypodiaceen; noch häufiger jedoch treten bei der letztern Familie an Stelle einer Ringzelle zwei solche auf (*Pteris serrulata, Gymnogramme,* die meisten Arten der Gattung *Asplenum,* u. s. w.). Dieselben entwickeln sich alsdann stets succedan, der Art, dass von der halbkugeligen Antheridium-Anlage durch eine in derselben auftretende, trichterförmige Scheidewand zuerst die untere Ringzelle abgetrennt wird, worauf erst nach oben hin eine Glockenzelle abgeschieden wird, welche sich dann in gleicher Weise wie bei *Aneimia hirta* in eine Deckelzelle und eine (hier also die zweite) Ringzelle differenzirt. In diesem letztern Falle ist es, wie z. B. bei *Pteris serrulata* (nach STRASBURGER) und bei *Gymnogramme sulfurea* (Fig. 7, C), nicht selten, dass die Stielzelle gar nicht zur Ausbildung kommt.

Fig. 7. Antheridium und Spermatozoïden der Farnkräuter.



I—V. Aufeinanderfolgende Entwicklungsstadien des Antheridiums von *Aneimia hirta*; cz die Centralzelle des Antheridiums, st die Stielzelle, gz die Glockenzelle, welche bei I und II noch ungetheilt und deutlich erkennbar ist, bei III dagegen durch die trichterförmige Scheidewand tt in die Deckelzelle dz und die Ringzelle rg zerfallen ist; spm die Spermatozoïden-Mutterzellen. A—B Antheridium von *Ceratopteris thalictroides.* A zwei noch nicht geöffnete Antheridien, in der Centralzelle die kugeligen Spermatozoïden-Mutterzellen; Ringzelle, Deckelzelle u. s. w. mit denselben Buchstaben bezeichnet wie bei *Aneimia.* B ein schon geöffnetes Antheridium, im Innern desselben ist eine Spermatozoïden-Mutterzelle mit schon entwickeltem Spermatozoïd zurückgeblieben. C. Antheridium von *Gymnogramme sulfurea.* Die zwei Ringzellen sehr deutlich ausgebildet, die Stielzelle nicht zur Entwicklung gekommen. I—V und A—B nach KNY (Bau und Entwicklung des Farn-Antheridiums). C nach der Natur. In allen Figuren Vgr. 250. D ausgebildete Spermatozoïden, D_1 von *Pteris aquilina,* D_2 und D_3 von *Gymnogramme sulfurea,* va die körnerführende Blase. Vgr. 520.

Die eben besprochenen Entwicklungstypen stellen zugleich auch die häufigsten vor. Manchmal findet sich noch eine dritte Ringzelle ein, in anderen Fällen dagegen differenzirt sich die Wandung des Antheridiums kaum bis zur Bildung einer Deckelzelle. Aeusserlich am meisten abweichend dagegen von denen der anderen Farne sind die Antheridien von *Ceratopteris thalictroides,* da sie sich auch im reifen Zustande nur sehr wenig emporwölben. Es lassen sich jedoch auch bei ihnen ausser der Centralzelle noch eine Stielzelle, Ringzelle und Deckelzelle unterscheiden (Fig. 7, A—B), so dass auf diese Weise wieder eine gewisse Uebereinstimmung mit dem Bau des Antheridiums von *Aneimia* und *Gymnogramme* hergestellt wird.

Höchst eigenthümlich bei der Entwicklung der Antheridien ist das Auftreten von Zellen von der Form geschlossener Ringe. Derartige Zellen sind bis jetzt nur an den Blättern einiger

wenigen Farnspecies, besonders aus der Gattung *Anemia* aufgefunden worden; das Schliesszellenpaar der Spaltöffnungen wird daselbst ebenfalls von einer ringförmigen Zelle umgeben. Diese letzteren ringförmigen Zellen werden jedoch nicht als solche angelegt, sondern nehmen erst später die Ringform an; bei der Entwicklung der Antheridien dagegen entstehen die Ringzellen ganz direct, durch die Bildung trichterförmiger Scheidewände. Näheres vergleiche man bei STRASBURGER (Ein Beitrag zur Entwicklung der Spaltöffnungen. Pringsheims Jahrb. V. p. 309) und HILDEBRAND (Ueber die Entwicklung der Farnkrautspaltöffnungen. Bot. Ztg. 1866. p. 245).

Bei den Osmundaceen, und zwar übereinstimmend bei beiden Gattungen, *Todea* und *Osmunda*, finden wir keine solche ringförmige Zelle, wie dies bereits auch KNY (Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Farnkräuter, in Pringsh. Jahrb. VIII. Bd.) und LUERSSEN (Zur Keimungsgeschichte der Osmundaceen, in den Mittheilungen aus dem Gesammtgebiet der Botanik, von SCHENK und LUERSSEN, I. Band) beobachtet haben. An Stelle einer ringförmigen Zelle werden zwei Zellen gebildet, indem bei der Entwicklung rasch nach einander an der Basis zwei einander gegenüberliegende, schiefe Wände auftreten, so dass also zwei halbringförmige Zellen entstehen. In gleicher Weise werden anstatt der zweiten Ringzelle hier ebenfalls zwei halbringförmige Zellen gebildet, auf welche erst die Deckelzelle das Organ nach oben hin abschliesst. So verschieden demnach auch nach der Oberflächenansicht der Aufbau des Osmundaceen-Antheridiums von dem der übrigen Farnkräuter erscheinen mag, so zeigt doch der optische Längsschnitt, dass die Abweichungen im Wesentlichen nur darin beruhen, dass die beiden Ringzellen (man vergl. *Gymnogramme)* in je zwei halbringförmige Zellen zerfallen. In der Anlage, der Ausbildung der Centralzelle und endlich in der Art und Weise der Entleerung des Antheridiums stimmen die Osmundaceen vollständig mit denen der übrigen Farnkräuter überein.

Die Antheridien der Hymenophyllaceen haben nach den Mittheilungen von JANCZEWSKI und ROSTAFINSKI (Note sur le prothalle de l'Hymenophyllum Tunbridgense. — Mémoires de la soc. nat. des Scienc. nat. de. Cherbourg 1875. T. XIX.) ziemlich dieselbe Gestalt wie die von *Osmunda*. Auch bei der Gattung Trichomanes scheinen die Antheridien ebenso gebildet zu sein, dadurch jedoch, dass die das Antheridium tragende Prothalliumzelle stielartig ausgestülpt ist, erscheinen die Antheridien, wie auch METTENIUS (Ueber die Hymenophyllaceen u. s. w.) angiebt, gestielt; sie treten nicht bloss an den blattartigen Ausbreitungen, sondern auch an den confervenartigen Fäden des Prothalliums auf.

Die Antheridien der Marattiaceen. — Ganz abweichend von den Antheridien der bisher besprochenen Filicineen entwickeln sich die Antheridien der Marattiaceen, soweit wir aus den Mittheilungen LUERSSEN's (Ueber die Entwicklungsgeschichte des Marattiaceenvorkeims; Sitzungsber. d. naturforsch. Gesellsch. z. Leipzig vom 14. Mai 1875. — Auch in der Bot. Ztg. 1875 abgedruckt) und den damit in der Hauptsache übereinstimmenden Angaben JONKMAN's (Das Prothallium der Marattiaceen; Akademie d. Wiss. z. Amsterdam, Sitzungsber. v. 25. Sept. 1875. — Auch in der Bot. Ztg. 1876 abgedruckt) entnehmen können. Die Antheridien werden danach bei den flächenförmigen Prothallien nie am Rande des Vorkeims, sondern entweder auf der Unterseite oder auf der Oberseite gebildet, vorzugsweise aber auf dem Gewebepolster der Unterseite. Sie treten weder bei den flächenförmigen, noch bei den körperlichen Prothallien (man vergl. S. 173) halbkugelig hervor wie bei den anderen Farnen — mit Ausnahme der Ophioglosseen —, sondern sind dem Gewebepolster eingebettet. Eine Aussenzelle theilt sich durch eine horizontale Wand in eine äussere, niedrige Deckelzelle und eine innere,

grössere Centralzelle (Urmutterzelle der Spermatozoïden); die umgebenden Zellen des Prothalliums erleiden hierbei beigeordnete Theilungen, durch welche die Wand des Antheridiums entsteht. Die Deckelzelle zerfällt durch eine zur Vorkeimfläche verticale, sanft gebogene Wand in zwei ungleiche Schwesterzellen, von denen die kleinere sich wieder in gleicher Weise theilt; aus der letztern endlich wird durch eine dritte Wand die Spitze des vorher entstandenen gleichschenkligen Dreiecks als kleineres Dreieck abgeschieden. Diese dadurch entstandene mittlere (jüngste) Zelle wird beim Austritt der Spermatozoïden durchbrochen, während die anderen drei Zellen noch unregelmässige Theilungen eingehen. Die Centralzelle zerfällt durch unregelmässige Theilungen durch übers Kreuz nach allen drei Raumrichtungen wechselnde Wände in eine grosse Anzahl sich zuletzt abrundender Spermatozoïden-Mutterzellen.

Bei *Marattia* werden die Antheridien bei der bisher üblichen Methode der Cultur frühestens erst nach acht Monaten hervorgebracht, bei der von MAYER eingeschlagenen Culturmethode jedoch schon nach 3 Monaten. Bei Angiopteris dagegen scheinen die Antheridien sich bedeutend früher, etwa schon nach 4 Monaten zu entwickeln, auch wenn die Prothallien, wie es MAYER bei *Marattia* gethan, nicht piquirt werden.

Die Antheridien der Ophioglosseen. — Auf der der Erdoberfläche zugekehrten Seite des knollenförmigen, unterirdischen Prothalliums werden die Antheridien der Ophioglosseen angelegt. Der centrale Innenraum des Antheridiums stellt im reifen Zustande eine Höhlung in dem Gewebekörper des Prothalliums dar, welche durch die Spermatozoïden-Mutterzellen ausgefüllt wird und sich nur mit sehr enger Mündung nach aussen hin öffnet. Die Antheridium-Höhlung ist wahrscheinlich auf eine Centralzelle zurückzuführen, aus welcher durch rechtwinklige Theilungen die Spermatozoïden-Mutterzellen entstehen, in gleicher Weise wie bei den übrigen Farnen und den Schachtelhalmen. Nach der Entleerung der Spermatozoïden färbt sich die Wand des Antheridiums lichtbraun.

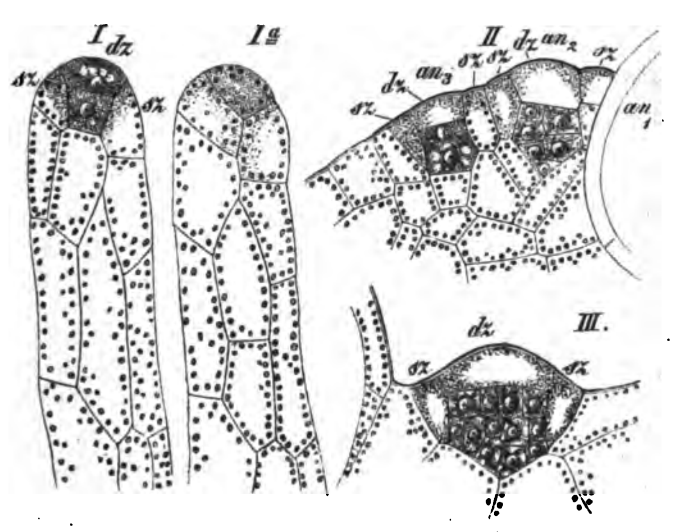


Fig. 8. Entwicklung des Antheridiums von Equisetum arvense.

an Antheridien. Die bei an hinzugefügten Zahlen bezeichnen die Aufeinanderfolge der succedan angelegten Antheridien. dz Deckelzelle, sz Seitenzellen. — I optischer Längsschnitt einer jungen apicalen Antheridium-Anlage, Ia Oberflächenansicht desselben Objectes. II—III aufeinanderfolgende Entwicklungsstadien des Antheridiums, im opt. Längsschnitt. Vgr. 220.

Die Antheridien der Equisetaceen. — Die Antheridien der Schachtelhalme können sowohl apical, als auch lateral am Prothallium entstehen. In beiden Fällen zeigen die jüngsten bisher beobachteten Zustände nicht nur mit Sicherheit, dass entgegengesetzt den Angaben HOFMEISTER's (Vergl. Untersuch.) die Spermatozoïden-Mutterzellen aus einer Centralzelle (Fig. 8, I) ent-

stehen, sondern sie machen es auch wahrscheinlich, dass das gesammte Antheridium bezüglich seiner Entwicklung auf eine Zelle zurückzuführen ist. In derselben treten succedan vier zur Aussenwand — bei den apical entstehenden zu der der Wachsthumsrichtung des Prothalliumsprosses entsprechenden Aussenwand — und unter einander senkrechte Scheidewände auf, eine von vier schmäleren Seitenzellen (sz) begrenzte, innere Zelle, Centralzelle, bildend (Fig. 9, III). In dieser wird darauf durch eine zur Aussenwand parallele Theilungswand eine Deckelzelle (dz) abgetrennt (Fig. 9, I), so dass die Centralzelle jetzt von 6 Zellen umgeben ist, nämlich 4 Seitenzellen, einer Deckelzelle und der basalen Prothalliumzelle. Bei der obern Einstellung des Mikroskopes erscheinen die Seitenzellen in mehreren Lagen des Objectes als durch Theilungen nach abwechselnd entgegengesetzten Richtungen hin entstanden, so besonders bei den apicalen Antheridium-Anlagen, (Fig. 8, I[a]). In der Centralzelle tritt ziemlich ausnahmslos eine zur Aussenfläche der Deckelzelle parallele Theilungswand auf (Fig. 8, II), welcher meist eine zweite, ebenso gerichtete, aber mehr nach innen gelegene folgt. Die weiteren, zur Bildung der Spermatozoïden-Mutterzellen führenden Theilungen, mit denen eine beträchtliche Volumenzunahme des ganzen Organes Hand in Hand geht, erfolgen nach allen drei Richtungen des Raumes hin, die ursprüngliche Centralzelle in eine grosse Anzahl kleiner tesseraler Zellen zerlegend (Fig. 8, III, Fig, 9, II und III). Indem während dieser Wachsthums- und Theilungsvorgänge der Centralzelle sich auch die Seitenzellen strecken und dehnen, wird das ganze Organ bedeutend herausgehoben; die angrenzenden Zellen erfahren nun accessorische Theilungen und nehmen Theil an der weitern Bildung der Seitenwand des Antheridiums (Fig. 9). Auch die Deckelzelle wird in dieser Zeit durch diagonale Theilungen in vier oder mehr Zellen getheilt (Fig. 9, I und III), welche bei der Reife des Antheridiums in der Mitte auseinanderweichen (Fig. 9, I), und den Spermatozoïden, resp. den Mutterzellen derselben freien Austritt gewähren. Bald nach der Bildung der tesseralen Spermatozoïden-Mutterzellen findet in denselben die Auflösung des Zellkerns statt, während ein Theil der Membran zu Schleimmasse aufquillt, welche die nun mehr und mehr sich isolirenden und abrundenden Spermatozoïden-Mutterzellen peripherisch umgiebt In Folge weiterer Quellungserscheinungen, an denen sich, wie es scheint, auch ein Theil der Antheridiumwandung betheiligt, wird das mehr oder weniger plötzliche Auseinanderweichen der Deckelzellen bewirkt. Mit der aufgequollenen Schleimmasse werden die Spermatozoïden-Mutterzellen mit fortgerissen und indem nun das Wasser direct in das Organ eindringt, erfolgt allmählich die gänzliche Entleerung des Antheridiums.

Höchst selten tritt der Fall ein, dass ein Spross des Prothalliums die Antheridienentwicklung mit einem einzigen Antheridium abschliesst, sondern es werden in der grossen Mehrzahl der Fälle mehrere Antheridien nach einander an einem und demselben Prothalliumspross gebildet, wobei die Anordnung und Reihenfolge der Antheridien eine ganz bestimmte ist. Das endständige Antheridium wird zuerst angelegt und etwa bis zur Entwicklung der tesseralen Spermatozoïden-Mutterzellen ausgebildet; alsdann erfolgt dicht unterhalb des ersten die Anlage des zweiten Antheridiums und in gleicher Weise dicht unterhalb des zweiten die Anlage des dritten Antheridiums u. s. f. Die auf diese Weite entstandenen Antheridien sind jedoch nicht in einer Linie angeordnet, sondern gemäss des inzwischen vollständig körperlich gewordenen Prothalliumsprosses nach Art der Winkelpunkte eines Dreiecks, u. s. w. Auch kommt es häufig vor,

dass bereits das in der Reihenfolge nächste Antheridium gebildet wird, ehe das vorhergehende das oben bezeichnete Stadium erreicht hat, wie z. B. auch Fig. 8, II. deutlich zeigt. Mitunter findet auch der Fall statt, dass das erste Antheridium nicht apical entsteht, sondern lateral, so besonders bei Adventivsprossungen des Prothalliums; in diesem Falle jedoch schien es oft, dass es bei der Bildung eines einzigen Antheridiums sein Bewenden habe. — Aus dem Vorhergehenden leuchtet ein, dass die Antheridien der Schachtelhalme nicht echte Trichomgebilde sind, wie die der Farnkräuter; um jedoch ihren morphologischen Werth genauer zu bestimmen, werden weitere Untersuchungen nöthig sein.

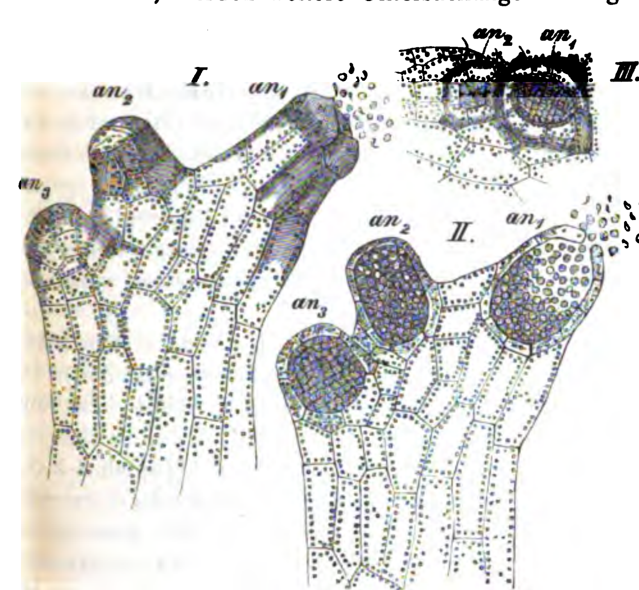


Fig. 9.

I—II Oberer Theil eines männlichen Prothalliumsprosses von *Equisetum arvense* mit drei aufeinanderfolgenden Entwicklungsstadien der Antheridien. Bei I in der obern Einstellung des Mikroskops, bei II im optischen Längsschnitt dargestellt; bei an_1 treten die Spermatozoïden, resp. Spermatozoïden-Mutterzellen heraus. an_3 das jüngste, an_2 das diesem vorhergehende Antheridium. III zwei in der Entwicklung begriffene Antheridien, von oben gesehen. Vgr. 110.

Die Entwicklung der Antheridien der Schachtelhalme ist zuerst von HOFMEISTER gegeben worden (Vergl. Untersuchungen. 1851.). Darnach wird die Entstehung des Antheridiums eingeleitet durch die mehrmals wiederholte Theilung einer der Zellen des Prothalliumrandes mittelst abwechselnd nach zwei Richtungen geneigter Scheidewände. Die Zellen zweiten Grades theilen sich darauf durch radiale Längswände, jede der so gebildeten dreiseitigen Zellen durch der Achse parallele Wandungen in innere und äussere. Die letzteren werden zur Hüllschicht des Antheridiums, die inneren, axilen Zellen dagegen wandeln sich durch wiederholte Theilungen nach drei Richtungen des Raumes, in eine Masse kleiner tesseraler Zellen um, welche direkt die Spermatozoïden-Mutterzellen darstellen.

Diese nach den eben mitgetheilten Angaben HOFMEISTER's höchst eigenartige Entstehung des Antheridiums, wonach also je eine Zelle der Hüllschicht des Antheridiums die Schwesterzelle je einer innern Zelle sein sollte, aus welcher durch mehrfache Theilungen eine Gruppe von Spermatozoïden-Mutterzellen entsteht, erschien mir höchst unwahrscheinlich, da sich hierin die Equiseten durchaus abweichend von allen übrigen Gefässkryptogamen verhalten würden. Bei denselben lassen sich die Spermatozoïden-Mutterzellen stets auf eine Centralzelle zurückführen, was nach der HOFMEISTFR'schen Angabe für die Equiseten vollständig ausgeschlossen wäre.

Meine frühere Angabe (Sitzungsber. d. Ges. naturforsch. Freunde z. Berlin, 1875), dass bei der ersten Anlage des Antheridiums eine Aussenzelle des Prothalliums sich zunächst durch eine zur Aussenwand parallele Wand in eine Basalzelle und Antheridium-Mutterzelle theile, habe ich bei Nachuntersuchungen nicht in dem Maasse bestätigt gefunden. Ich verweise daher betreffs der Berichtigung auf die oben gegebene Darstellung der Antheridienentwicklung.

Die Antheridien der Lycopodiaceen. — Die Antheridien von Lycopodium sind dem knollenförmigen, chlorophylllosen, unterirdischen Prothallium ein-

gebettet und gleichen, im reifen Zustande, denen der Ophioglosseen vollständig, so dass es bei der geringen Kenntniss, welche wir von der Entwicklung dieser Organe besitzen, genügt, auf die Antheridien der Ophioglosseen zu verweisen.

Die Mikrosporen.

In ähnlicher Weise wie bei den ungeschlechtlichen Sporen der Gefässkryptogamen finden wir auch bei den meist kugelförmigen Mikrosporen eine aus mehreren Häuten und Schichten zusammengesetzte Sporenhülle, welche den mehr oder weniger differenzirten protoplasmatischen Inhalt umgiebt. Bei den meisten Mikrosporen (und bei allen Makrosporen) der Gefässkryptogamen lässt die Sporenhülle drei, auch genetisch verschiedene Häute erkennen, welche wie bei den bisher behandelten Familien mit Recht ebenfalls als Endosporium, Exosporium und Episporium bezeichnet werden; auf diese Weise wird auch die analoge Entstehungsweise ausgedrückt. Das Episporium entsteht demnach aus der im Innern des Sporangiums befindlichen plasmatischen Masse und entspricht also der von TSCHISTIAKOFF mit Pseudoepisporium bezeichneten, äussern Sporenhaut. Wir werden jedoch im Nachfolgenden sehen, dass dasselbe keineswegs immer eine Membran darstellt, sondern oft nur eine durch allmählich erstarrendes Protoplasma gebildete Hülle.

Die Mikrosporen und Antheridien der Salviniaceen. — Die Mikrosporen sowol wie die Makrosporen der Salviniaceen werden in gesonderten Organen, den Mikrosporangien und Makrosporangien ausgebildet. Wie bei den Farnkräutern, insbesondere bei den Hymenophyllaceen treten auch bei den Salviniaceen die Sporangien zu einem Sorus zusammen, welcher von einem kapselähnlich ausgebildeten Indusium umschlossen wird. Die von einem gemeinsamen Receptaculum, columella (Fig. 10, A) entspringenden Sporangien eines Sorus sind entweder nur Mikrosporangien (Fig. 10, mi) oder Makrosporangien (Fig. 10, ma), so dass hiernach ein Mikrosporangien-Sorus und Makrosporangien-Sorus zu unterscheiden ist.

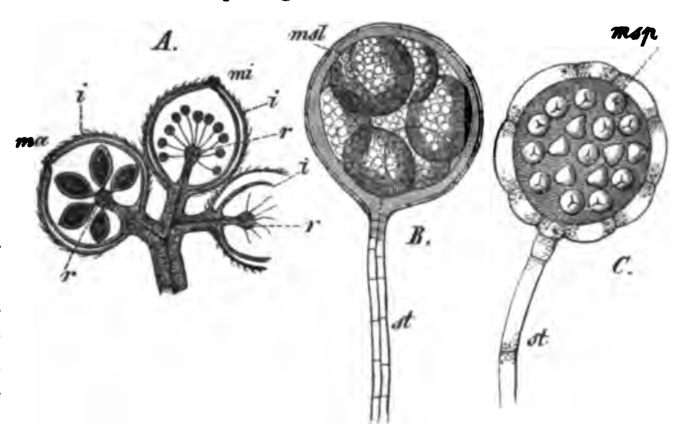
Die Mikrosporangien der Salviniaceen erfüllen den ganzen Innenraum des Indusiums; sie bestehen aus einer, von einer einfachen Zelllage begrenzten Kapsel, (Fig. 10, B—C), welche von einem langen Stiele getragen wird, der bei *Salvinia* von einer, bei *Azolla* von zwei Zellreihen gebildet wird (Fig. 10, B—C). Von einer in das Indusium hineinragenden Columella in grosser Anzahl entspringend, weisen die Mikrosporangien und ebenso auch die Makrosporangien auf vielfache Homologien mit den ihnen wahrscheinlich sehr nahe verwandten Hymenophyllaceen auf.

In der Ausbildung des Sporangieninhaltes treten bei den Gattungen *Azolla* und *Salvinia* einige Verschiedenheiten auf. Bei beiden Gattungen freilich zerfallen die Mantelzellen des Sporangiums (man vgl. den betr. Passus über die Sporangienentwicklung) und bilden eine schaumartige, plasmatische Substanz, in welcher die Mikrosporen eingebettet sind. Während jedoch bei *Salvinia natans* diese schaumartige Plasmamasse ein zusammenhängendes Ganze bildet, welches sämmtliche Mikrosporen enthält, spaltet sich dieselbe bei *Azolla* zu mehreren Körpern, den sogenannten Massulae (Fig. 10, msl), welche als getrennte Ballen den Inhalt des Mikrosporangiums erfüllen, je nach den einzelnen Arten eine verschiedene Anzahl, meist 4—8 Mikrosporen zusammenfassend. Ihrer Entstehung nach ist diese anfangs schaumartige, später erhärtende Substanz als Episporium (man vergl. S. 152) aufzufassen, welches bei *Salvinia* ein allen Mikrosporen, bei *Azolla* ein mehreren Mikrosporen gemeinsames ist. Bei *Azolla* bildet sich dasselbe auch

zu höchst eigenthümlichen widerhakigen Fortsätzen aus, den sogenannten Glochiden (Fig. 16.), welche demnach unmittelbare Differenzirungsproducte des Protoplasmas sind. In noch viel complicirterer Gestalt bildet sich, wie wir weiter unten sehen werden, das auf ganz analoge Weise entstandene Episporium bei den Makrosporen von *Azolla* aus.

Bei der Keimung treten die Massulae der *Azolla* aus dem Mikrosporangium heraus und haken sich vermöge der widerhakigen Glochiden an feinen vegetabilischen Fäden, welche zufällig im Wasser vorhanden sind, fest, vor Allem aber an den Makrosporen, deren Epispor zu dieser Zeit zerreisst, so dass die Makrospore fast ganz frei wird (Fig. 16). Dies geschieht oft derartig, dass der untere Theil der Makrospore vollständig von den Massulae bedeckt ist (Fig. 16) und nur die braunen Deckel über dem ausgebreiteten weissen Schwimmapparat aus dem Klumpen der Massulae hervorragen.

Fig. 10. Sori und Mikrosporangien. Salviniaceen.



A Zwei fertile Zipfel eines Wasserblattes von *Salvinia natans* im medianen Längsschnitt. ma Makrosporangiensorus, mi Mikrosporangiensorus, r die Columella (receptaculum), von welcher die Sporangien ausgehen, i das an der Spitze kapselähnlich geschlossene Indusium. Etwa 7—8 mal vergr. B Mikrosporangium von *Azolla*, msl die Massulae (die Glochiden, vergl. Fig. 16 sind hier nicht mitgezeichnet). C Mikrosporangium von *Salvinia natans*; msp die Mikrosporen. B—C etwa 8 mal vergr. B nach STRASBURGER, die übrigen Figuren nach der Natur.

Die bei der Keimung selbst stattfindenden Vorgänge sind nur für *Salvinia* bekannt. Nach PRINGSHEIM (Zur Morphologie der *Salvinia natans*. Lehrb. für wiss. Bot. III) bleiben die Mikrosporen auch während der ersten Stadien der Keimung von dem Mikrosporangium umschlossen. Sowol die Wandung desselben als auch das allen Microsporen gemeinsame Episporium wird erst durch das sich ausstülpende Endosporium, durch den Keimschlauch durchbrochen, welcher, ohne die Zellen der Mikrosporangiumhülle zu zerreissen, zwischen ihren auseinanderweichenden Fugen hindurchtritt. An seinem Ende erzeugt der Keimschlauch das Antheridium (Fig. 11, A.), welches bereits vor dem Hervortreten des Schlauches angelegt und durch eine Theilungswand abgetrennt wird. Das Antheridium zerfällt alsdann durch eine schiefe Wand in zwei Zellen, welche ihren Inhalt gleichmässig ausbilden. Dasselbe zieht sich von der Wand zurück und differenzirt sich zu einem grössern Protoplasmaklumpen und einem kleinern bläs'chenartigen Gebilde (Fig. 11, B). Das letztere zeigt keine weitere Entwicklung, der Protoplasmaklumpen jedoch zerfällt succedan in vier Primordialzellen. Alsdann reisst jede der beiden Antheridienzellen in einem Querriss auf, und die noch zusammenhängenden vier Primordialzellen treten aus demselben hervor, nun sofort in vier isolirte Spermatozoïden-Mutterzellen zerfallend (Fig. 11, D). Die in jeder Antheridiumzelle von dem Protoplasmaklumpen abgetrennte kleinere

Inhaltsmasse bleibt in der entleerten Antheridiumzelle zurück (Fig. 11, C), und geht mit den Membranresten derselben zu Grunde. Dieser Inhaltsrest enthält somit offenbar diejenigen Bestandtheile der Inhaltsmasse der Antheridiumzelle, welche für die Bildung der Spermatozoïden bedeutungslos sind und daher vorher abgestossen werden.

Bei dem oft erheblichen Längenwachsthum, welches die steril bleibende, also rein vegetative Zelle zeigt, liegt die Auffassung derselben als rudimentäres Prothallium sehr nahe. Durch die vielen Beispiele sehr wenigzelliger, resp. einzelliger männlicher Prothallien der Polypodiaceen erhält diese Deutung hinreichende Stützpunkte.

Nach den Beobachtungen ARCANGELI's (Sulla Pilularia e la Salvinia. Giornale Bot. Ital. Vol. VIII. 1876) entstehen die zwei Antheridiumzellen simultan. Durch Sonderung des plasmatischen Inhaltsrestes der keimenden Spore in drei primordiale Zellen wird die Anlage einer basalen, steril bleibenden Zelle und zweier aufeinanderfolgender Antheridiumzellen bewirkt. Darauf erst findet die Abtrennung der Antheridienzellen und der steril bleibenden Zelle durch Querwände statt.

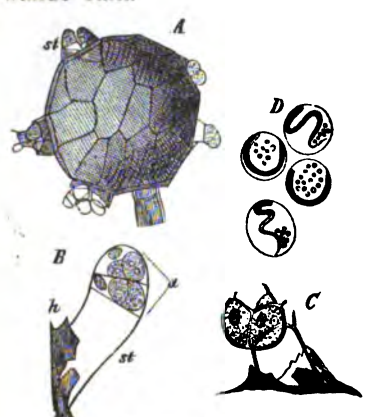


Fig. 11.

Keimung der Mikrosporen von Salvinia natans und Entwicklung des Antheridiums.

A ein ganzes Mikrosporangium mit Keimschläuchen (st) und Antheridiumanlagen, welche die äussere Wand des Sporangiums bereits durchbrochen haben und in's Freie gelangt sind, etwa 100 mal vergr. — B—C Antheridien, bei C schon entleert, nebst dem einzelligen Prothallium; a Antheridium, st das einzellige Prothallium, h die Mikrosporangiumhülle. Bei C das nach der Entleerung in dem Antheridium noch zurückbleibende bläschenartige Gebilde; etwa 200 mal vergr. — D Spermatozoïden in den Mutterzellen, 580 mal vergr. Sämmtliche Figuren nach PRINGSHEIM.

Ueber die Entwicklung der Spermatozoïden selbst ist nach der Darstellung PRINGSHEIM's zu entnehmen, dass bei ihrem Hervortreten aus der Antheridiumzelle die 4 Spermatozoïden-Mutterzellen oft noch einen Augenblick zusammenhaften, bevor sie sich trennen und entwickeln. »Es sieht so aus«, sagt PRINGSHEIM, »als ob sie von einer gemeinsamen Hülle oder Gallerte umgeben wären, aus der sie sich erst befreien müssen. Darauf deutet auch der Umstand hin, dass man, wenn die Spermatozoïden-Mutterzellen einzeln hervortreten — ein Fall, der ebenfalls öfters eintritt — noch eine besondere Membran (Fig. 11, C) sieht, die sich unterhalb des Querrisses der eigentlichen Antheridium-Membran ausbreitet und eine kleine schnabelförmige Oeffnung für den Austritt der Spermatozoïden-Mutterzellen zeigt.«

Die Spermatozoïden (Fig. 11, D) scheinen in ihren Mutterzellen länger zu verbleiben, als es sonst bei den Gefässkryptogamen der Fall ist; dass dieselben in den Mutterzellen bereits Bewegungen zeigen, ist keine vereinzelte Erscheinung, dasselbe trifft man häufig bei Farnkräutern und Schachtelhalmen an.

Die Mikrosporen und Antheridien der Marsiliaceen. — Die Mikrosporen und Makrosporen der Marsiliaceen werden zwar in analoger Weise wie bei den Salviniaceen in getrennten Sporangien, den Mikrosporangien und Makrosporangien ausgebildet, zeigen jedoch insofern in der Anordnung eine bemerkenswerthe Verschiedenheit von den Salviniaceen, als Mikrosporangien und Makrosporangien nicht in getrennten Soris, sondern in einem und demselben Sorus erzeugt werden. Mehrere solcher Sori verwachsen alsdann mit einander zu

Kapseln, und bilden so die kugel-, bohnen- oder eiförmige Frucht der Marsiliaceen.

Die Keimung der Mikrosporen erfolgt ebenfalls nur im Wasser, oder wenigstens nur bei genügendem Wasserzutritt, im Gegensatz zu den Salviniaceen jedoch nur dann, wenn die Mikrosporen aus der Hülle des Mikrosporangiums befreit sind. Nach dem Zerbersten des Exosporiums tritt das Endospor nebst dem Sporeninhalt hervor, welcher sich um diese Zeit meist schon in drei Zellen differenzirt hat, zwei Antheridienzellen und eine steril bleibende, also rein vegetative Zelle (Fig. I, ve).*) Die letztere erinnert in der äussern Gestalt an die vegetative Zelle von *Selaginella*, mit welcher sie — im Gegensatz zu der von *Salvinia* — auch das gemeinsam hat, dass sie im Verlaufe der weitern Entwicklung kein Grössen- oder Längenwachsthum mehr erfährt. Auch die beiden Antheridienzellen nehmen im Weiteren nicht mehr merklich an Volumen zu, die Entwicklung derselben beschränkt sich nur auf die Ausbildung des plasmatischen Inhaltes. Derselbe zerfällt in Folge succedaner Theilungen in tetraëdrische Primordialzellen, welche sich mit Cellulose umgeben und so direct die Mutterzellen der Spermatozoïden darstellen. Jetzt erst springt in den meisten Fällen das Exospor in seinen natürlichen Kanten klappig auf und das heraustretende Endosporium rundet sich mehr oder weniger zur Kugel ab. Oft haben die Spermatozoïden um diese Zeit schon ihre völlige Ausbildung erreicht und wirbeln lebhaft in den Antheridienzellen umher.

Die Spermatozoïden sind bei den beiden Gattungen der Marsiliaceen, *Marsilia* und *Pilularia*, äusserlich von recht verschiedener Gestalt. Die Spermatozoïden von *Marsilia* sind nach Art eines Pfropfenziehers (Fig. II, spm) vielfach spiralig gewunden und tragen an ihrem vordern Ende eine sehr grosse Anzahl von Cilien; die Spermatozoïden von *Pilularia* dagegen sind nach ARCANGELI nur zu wenigen spiraligen Windungen ausgebildet und tragen nur zwei Cilien.

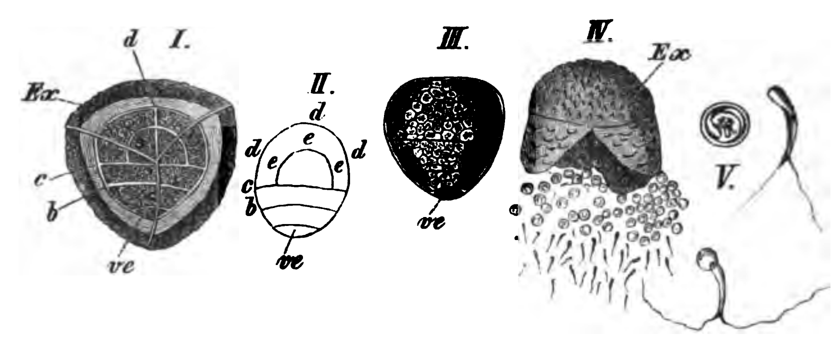
Der Nachweis, dass die Mikrosporen der Marsiliaceen bei der Keimung eine vegetative Zelle entwickeln, ist für *Pilularia* von ARCANGELI erbracht worden (Sulla Pilularia globulifera e sulla Salvinia natans. — Nuovo Giornalo botanico italiano, Vol. VIII, No. 3). Derselbe sah bei Behandlung mit Chromsäure diese vegetative Zelle sehr deutlich und ebenso auch die Differenzirung des übrigen Sporeninhaltes in zwei Antheridienzellen. Bei den keimenden Mikrosporen von *Marsilia* ist jedoch wegen des durchaus undurchsichtigen Exospors eine gleiche Untersuchungsmethode nicht anwendbar. Wenn man jedoch die keimenden Mikrosporen mit einer concentrirten Sodalösung behandelt und darauf concentrirte Essigsäure oder Weinsäure hinzusetzt, so wird in Folge des heftig sich entwickelnden Kohlensäuregases das Exospor von dem Endospor losgerissen, so dass die unmittelbare Beobachtung des letztern nunmehr ermöglicht wird. Man erhält alsdann Bilder wie das auf Fig. I dargestellte.

Die Mikrosporen und Antheridien der Selaginellen. — Die Mikrosporen von *Selaginella* werden in den Mikrosporangien, über deren Anordnung und Inserirung man auf S. 205 vergleichen wolle, erzeugt. Die reifen Mikrosporen sind tetraëdrisch und bei einigen Arten ausserordentlich klein; die Sporen von *Selaginella caulescens* messen z. B. nach den Angaben PFEFFER's (Die Entwicklung des Keimes der Gattung Selaginella, Bot. Abhandlungen, herausgegeben von J. HANSTEIN) von dem Scheitel der Spore nach der gegenüberliegenden Fläche nur 0,023 Millim. Das Exosporium, welches auf der Basalfläche der Spore mit ansehnlichen Papillen bedeckt ist, ist auf den Seitenflächen nur körnig; es besteht aus drei verschieden lichtbrechenden Schichten, während das

*) Fig. I und II auf der lithographirten Tafel am Schlusse der Abhandlung.

Endospor nur eine Schicht erkennen lässt. Das Innere des Sporenraumes wird von einer Anzahl Primordialzellen ausgefüllt, von denen bei der Keimung eine stets unverändert, steril bleibt, während die anderen sich zu Spermatozoïden-Mutterzellen ausbilden.

Fig. 12. Keimung der Mikrosporen von Selaginella.



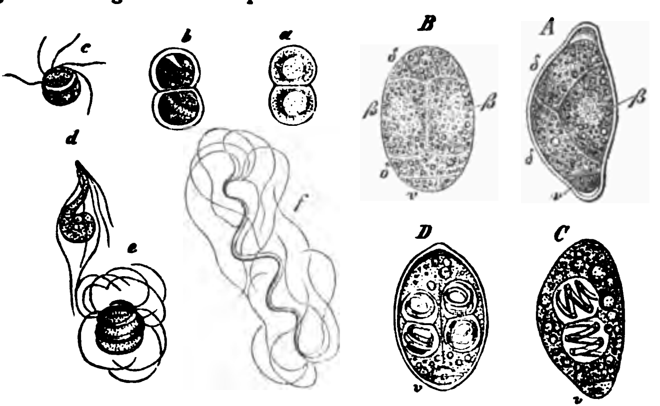
Ex Exosporium, ve vegetative Zelle. I Scheitelansicht einer Mikrospore, deren Exospor (ex) durch Chromsäure aufgequollen und durchsichtig gemacht worden ist. Ausser der vegetativen Zelle sind noch sechs Primordialzellen in der Mikrospore enthalten. II eine gleiche Spore, die Wand d liegt in der Ebene des Gesichtsfeldes. III Die Mutterzellen der Spermatozoïden sind eben gebildet; man erkennt noch die Trennungswände der sechs Primordialzellen. IV eine ihren Inhalt entleerende Mikrospore. V Spermatozoïden, durch ihre geringe Grösse (hier Vgr. 1400) auffallend. Nach PFEFFER. I—IV 650 mal vergr.

Die steril bleibende Zelle, welche bei der Keimung der Spore weder ihr Volumen, noch ihre linsenförmige Gestalt verändert, liegt an einer der drei nicht scheitelständigen Ecken der Spore und ist die einzige Zelle im ganzen Sporenraum, welche von einer Cellulosemembran umgeben ist. Sie entsteht als erstes Product der Differenzirung des Sporeninhaltes und wird in Sporen, welche kaum drei Viertel ihrer ursprünglichen Grösse erreicht hatten, bereits vorgefunden. Wenn auch in diesem Entwicklungstadium der Spore noch nicht durch eine resistente Membran abgegrenzt, so ist doch in ihr ebenso wie in der den übrigen Sporenraum einnehmenden Zelle ein Zellkern deutlich zu erkennen. Diese steril bleibende, also rein vegetative Zelle wurde von MILLARDET (Le prothallium mâle, 1869) für die Gattung *Selaginella* bei *S. Kraussiana* entdeckt und von ihm zuerst als rudimentäres männliches Prothallium aufgefasst, mit besonderer Rücksicht auf die morphologische Bedeutung der Primordialzellen, welche das Antheridium, resp. die bereits in mehreren Zellen getheilte Centralzelle des Antheridiums darstellen.

Bei der Entwicklung des Antheridiums zeigen sich jedoch nach den vorliegenden Untersuchungen sogar innerhalb der Gattung *Selaginella* mehr oder weniger erhebliche Verschiedenheiten. Bei *Selaginella Krausiana* werden nach MILLARDET die in der reifen Mikrospore vorhandenen Primordialzellen bei der Keimung resorbirt (selbstverständlich die vegetative Zelle ausgenommen) und es bildet sich im Centrum der Spore nach Art freier Zellbildung die Urmutterzelle der Spermatozoïden, aus welcher durch wiederholte Zweitheilung schliesslich die Mutterzellen der Spermatozoïden hervorgehen. Bei *Selaginella Martensii* und *caulescens* dagegen lösen sich nach PFEFFER die in der reifen Spore vorhandenen Primordialzellen bei der Keimung nicht erst auf, sondern werden in Folge wiederholter Theilungen direkt zu den Spermatozoïden-Mutterzellen.

Die Mikrosporen und Antheridien der Isoëteen. — In den Mikrosporangien, deren Anordnung man auf S. 206 vergleichen wolle, werden meist kugelquadrantische, seltener tetraëdrische Mikrosporen ausgebildet. Das Exosporium ist entlängs des Kegeldurchmessers zu einer weit vorgezogenen, schneidigen Falte, an den beiden Endpunkten des Kegeldurchmessers dagegen zu je einer warzigen Spitze ausgezogen: die Aussenfläche des gelbgrauen Exosporiums ist nur sehr fein gekörnelt. Der Sporeninhalt ist ein feinkörniges, viel Oeltröpfchen enthaltendes Protoplasma, in welchem im Mittelpunkt der Spore der Zellkern liegt.

Fig. 13. Keimung der Mikrosporen von Isoëtes.



A—D zwei aufeinanderfolgende Entwicklungszustände der keimenden Mikrospore von *Isoëtes lacustis*. — A und C lateral, B und D ventral gesehen. Bei A und B die Bildung des Antheridiums resp. der Primordialzellen, bei C und D die Bildung d. Spermatozoïden; v in diesen vier Figuren die vegative Zelle. a—f Entwicklung der Spermatozoïden, f ein ausgebildetes Spermatozoïd, durch die langen Cilien an beiden Enden des Spermatozoïdenkörpers ausgezeichnet. A—D und a—d ist 580mal, e und f 700mal vergrössert. — Nach MILLARDET; aus SACHS, Lehrbuch, entnommen.

Bei der Keimung (im Frühjahr) wird die bei der Reife der Mikrospore den Sporenraum ausfüllende eine Zelle in zwei Zellen getheilt, von denen die eine kleinere sich mit Cellulose umgiebt und die steril bleibende Zelle (d. h. also die vegetative Zelle oder das rudimentäre, männliche Prothallium) darstellt (Fig. 13, v), die andere dagegen zur Antheridium-Mutterzelle wird. Die letztere zerfällt darauf in vier, von keiner Cellulosemembran umgebene Primordialzellen, von denen jedoch nur die beiden bauchständigen sich weiter in je zwei Spermatozoïden-Mutterzellen theilen. Die vier auf diese Weise entstandenen Spermatozoïden-Mutterzellen füllen allmählich den grössten Theil des Antheridienraumes aus, während die zwei nicht bauchständigen Primordialzellen verdrängt und resorbirt werden. — Die Spermatozoïden selbst sind in ihrer äussern Form sehr verschieden von denen der übrigen Gefässkryptogamen; ihr Körper ist an beiden Enden zugespitzt, von denen ein jedes Cilien trägt, welche durch ihre lange, peitschenförmige Form ausgezeichnet sind.

Die Verschiedenheit in der Antheridiumentwicklung der Gattungen *Isoëtes* und *Selaginella* lässt sich dahin zusammenfassen, dass bei der Gattung *Selaginella* sämmtliche Primordialzellen (ausser der vegetativen Zelle), bei der Gattung *Isoëtes* nur zwei der vier Primordialzellen zur Bildung der Spermatozoïden-Mutterzellen verwendet werden.

Die MILLARDET'sche Entdeckung der vegetativen Zelle in den Mikrosporen der Gefässkryptogamen ist für die Erklärung des Anschlusses der Kryptogamen an die Phanerogamen von nicht zu unterschätzender Bedeutung, da in dem Pollen der Coniferen eine ganz ebensolche Zelle enthalten ist, welche auch in der äussern, linsenförmigen Gestalt der vegetativen Zelle

der Gefässkryptogamen ähnlich ist. Neuerdings hat STRASBURGER (Ueber Befruchtung und Zelltheilung) nachgewiesen, dass auch der Pollen aller übrigen Phanerogamen zwei Zellen enthält, von denen nur eine zum Pollenschlauch auswächst, also das offenbare Analogon zur vegetativen Zelle der Gefässkryptogamen darstellt, während die andere steril bleibt. Dieser Umstand schien mir (51. Naturf. Vers. z. Cassel) eine Wahrscheinlichkeit dafür zu enthalten, dass das Auftreten einer steril bleibenden Zelle eine lediglich physiologische Bedeutung habe, wie dies übrigens auch schon STRASBURGER angedeutet hat. In diesem letztern Falle würde nicht allein die Auffassung der vegetativen Zelle als rudimentäres Prothallium fallen müssen, sondern wir würden alsdann in der Abtrennung der vegetativen Zelle den mit der Abtrennung der Bauchkanalzelle von der Embryonalzelle (man vergl. S. 194) analogen Vorgang erkennen müssen. Die Richtigkeit einer solchen Auffassung ist mir jedoch jetzt mehr als zweifelhaft geworden, und dies besonders mit Rücksicht auf die Vorgänge, welche in den keimenden Mikrosporen von *Salvinia* stattfinden. Der Keimschlauch erweist sich bei letzerer als zweifellos identisch mit der vegetativen Zelle von *Pilularia* und *Marsilia*; denselben aber als Abstossungsproduct betrachten zu wollen, ist nicht möglich, da in jeder Antheridiumzelle ein bläs'chenartiges Gebilde (Fig. 11) abgestossen wird von dem Plasmaklumpen, welcher die Spermatozoïden-Mutterzellen erzeugt. Dieses bläs'chenartige Gebilde ist als das der Bauchkanalzelle analoge Abstossungsproduct zu betrachten. So lange demnach keine weiteren Untersuchungen eine andere Deutung der vegetativen Zelle bedingen, muss die Auffassung derselben als rudimentäres Prothallium noch als die natürlichste angesehen werden

Die Spermatozoïden.

Im Wesentlichen sind, wie aus der vorhergehenden Darstellung einleuchtet, bei jedem Antheridium zu unterscheiden die Wand und der Innenraum desselben. Letzterer lässt sich entwicklungsgeschichtlich stets auf eine Zelle zurückführen (mit Ausnahme von *Selaginella Martensii* und *caulescens)*, welche entweder als Primordialzelle oder als ausgebildete, mit Cellulose umgebene Zelle durch wiederholt fortgesetzte Theilungen die Spermatozoïden-Mutterzellen erzeugt. Anfänglich zeigen dieselben noch einen deutlichen Zellkern, im weitern Verlauf der Entwicklung jedoch löst sich derselbe sehr bald auf. Ziemlich gleichzeitig hiermit findet eine Quellung der Membran statt, ein Theil derselben wird dabei resorbirt und lagert sich als Schleimmasse peripherisch um die Spermatozoïden-Mutterzelle, welche sich nun allmählich mehr und mehr abrundet (Fig. 7, 9 und 13). Während dieser Vorgänge, also erst nach erfolgter Auflösung des Zellkerns (Fig. 14, I) beginnt in den Spermatozoïden-Mutterzellen die Bildung der Spermatozoïden selbst. Dieselben entstehen nach Art freier Zellbildung direct aus dem protoplasmatischen Inhalt der Mutterzelle, indem sich das homogene Plasma in spiraliger Anordnung wandständig ansammelt (Fig. 14, II), in der Mitte eine Vacuole erzeugend, in welcher die Theile des körnigen Plasmas, Stärkekörner u. s. w. verbleiben. Da diese Vacuole von einer wenn auch ausserordentlich dünnen Haut umgeben ist, so tritt sie bei dem Freiwerden des Spermatozoïds mit demselben heraus, in Gestalt einer körnigen Inhalt führenden Blase demselben anhaftend (Fig. 14).

Während dieser Entwicklung vergrössert sich auch das ganze Organ nicht unbedeutend (Fig. 7 und 9), wobei ein Theil seiner innern, die Masse der Spermatozoïden-Mutterzellen umgebenden Membran resorbirt und in Schleim umgewandelt wird. Diese Schleimmassen sowol, wie auch die zwischen den einzelnen Spermatozoïden-Mutterzellen liegenden quellen bei Wasserzufuhr bedeutend auf, zersprengen den Deckel des Antheridiums und treten aus demselben heraus (Fig. 7, 9 und 12).

Das Freiwerden des Spermatozoïds, welches sowol innerhalb als auch ausser-

halb des Antheridiums geschehen kann, erfolgt dadurch, dass auch der Resttheil der Membran der Spermatozoïden-Mutterzellen in Folge weiterer Quellungen völlig aufgelöst wird. Das Spermatozoïd wirbelt alsdann meist in spiralig rotirender Bewegung mit ausserordentlicher Schnelligkeit umher, so dass es in der ersten Zeit nur schwer möglich ist, ein solches genau zu beobachten. Nach Verlauf von etwa 20—30 Minuten beginnt jedoch in den meisten Fällen die Verlangsamung der Bewegung und man erkennt nun ausser dem aus homogenem Plasma bestehenden, mehr oder weniger spiraligen Körper des Spermatozoïden und der meist ihm noch anhaftenden Blase noch deutlich peitschenartige Wimpern, Cilien, welche, meist vom vorderen Ende des Spermatozoïds ihren Ursprung nehmend, als das Agens der Bewegung angesehen werden (Fig. 14, IV u. V). Sie bestehen ebenfalls aus homogenem Plasma und sind oft schon zu erkennen, wenn das Spermatozoïd noch von der Membran der Mutterzelle umgeben ist (Fig. 14, III). Mit Jod behandelt werden, sie ebenso wie der gewundene Körper des Spermatozoïds gelb, während die in der Blase befindlichen Körnchen blau werden, also die Stärkereaction zeigen. Dass die dem Spermatozoïd anhaftende Blase an der innern Seite der spiraligen Windungen liegt, leuchtet in Anbetracht der oben geschilderten Entwicklung ein (Fig. 14). Später verliert das Spermatozoïd dieselbe nicht selten; bei dem Eintreten desselben in den Archegonienhals wurde sie weder bei Schachtelhalmen noch bei Farnen erhalten gefunden. Diese Blase ist also kein integrirender Bestandtheil des Spermatozoïds, wie SCHACHT (Die Spermatozoïden im Pflanzenreiche) glaubte, ganz abgesehen davon, dass die Art und Weise ihrer Entstehung ebenfalls die Widerlegung der SCHACHT'schen Ansicht involvirt.

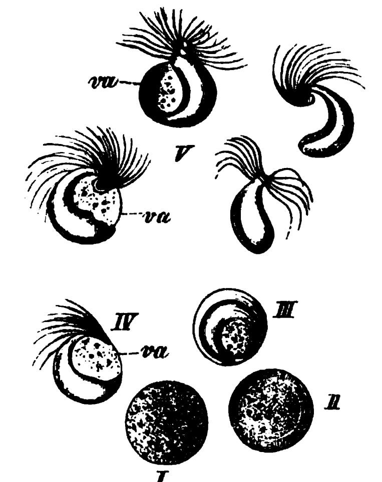


Fig. 14.

Spermatozoïden von Equisetum arvense.

I—IV Aufeinanderfolgende Stadien der Entwicklung; I Spermatozoïden-Mutterzelle, in welcher die Auflösung des Zellkerns bereits erfolgt ist, II Spermatozoïden-Mutterzelle, in welcher das homogene Plasma sich wandständig angeordnet hat, das körnerführende Plasma umgebend. III Der Spermatozoïdenkörper nebst den Cilien ist schon deutlich entwickelt; aber noch von der Membran der Mutterzelle umgeben. IV Ein Spermatozoïd, welches eben frei geworden ist. V Spermatozoïden, durch sehr verdünnte Osmiumsäure fixirt, theils mit, theils ohne die körnerführende Blase (va), die Windungen des vordern Endes und die Cilien zeigend. — Vgr. 740.

Nach den obigen Auseinandersetzungen, welche auch mit den Angaben STRASBURGER's (Studien über Protoplasma; Ueber Zelltheilung und Zellbildung) völlig übereinstimmen, nehmen also die Spermatozoïden offenbar die Elemente des Zellkerns in sich auf; es lässt sich somit der scheinbar grosse Unterschied zwischen den einen Zellkern enthaltenden und den ohne einen solchen fungirenden darauf zurückführen, dass es bei der Befruchtung nicht so sehr auf den morphologisch als solchen differenzirten Zellkern ankommt, sondern vielmehr auf die Einführung der Kernsubstanz; diese ist aber in den Spermatozoïden der Gefässkryptogamen und der übrigen Archegoniaten, wie nachgewiesen, enthalten.

Was nun endlich die Frage anlangt, ob die Spermatozoïden als Zelle aufzufassen sind oder nicht, so müssen die übereinstimmenden Ansichten SCHACHT's und STRASBURGER's als die richtigen angesehen werden. Die Spermatozoïden sind danach ebenfalls als Zellen aufzufassen, besonders auch in Hinblick auf die Spermatozoïden einiger Algen (*Oedogonium*, u. s. w.), deren Zellnatur keinem Zweifel unterliegt und auch allgemein angenommen wird.

Für die Beobachtung der Spermatozoïden ist es zweckmässig, sich an Stelle der früher vielfach benutzten Jodlösung (verdünnte Lösung von Jod in Kaliumjodid) einer Lösung von Osmiumsäure (Osmiumtetraoxyd) zu bedienen, bei deren Anwendung man die Fixirung der Spermatozoïden unter vollständiger Erhaltung des Spermatozoïdenkörpers, sowie der Cilien erreicht. Die von STRASBURGER anempfohlene Lösung von 1 ₰er Osmiumsäure kann wenigstens noch auf das 2—3fache mit Wasser verdünnt werden, ohne der gewünschten Wirkung Abbruch zu thun. Auch gewährt eine solche stark verdünnte Lösung den Vortheil, dass sie längere Zeit hindurch aufbewahrt werden kann, ohne Zersetzung zu erleiden.

II. Die Archegonien.

Die ausgebildeten, reifen Archegonien der Gefässkryptogamen haben zwar nicht die ausgeprägt flaschenförmige Gestalt, wie sie bei denen der Muscineen vorherrscht, jedoch lässt sich auch bei ihnen ein Hals- und Bauchtheil deutlich erkennen. Im Innern des letztern liegt die Embryonalzelle, das Ei, (Fig. III bis VIII, ez).*) Der Halstheil des Archegoniums wird aus 4 Zellreihen zusammengesetzt, welche dem Mantel eines Cylinders zu vergleichen, die centralen Zellen, die Kanalzellen umgeben. Letztere werden von zwei Zellen gebildet, welche ihrer Lage und Entstehung nach die Hals-Kanalzelle (hkz) und die Bauch-Kanalzelle (bkz) darstellen. — Wir werden im Nachfolgenden sehen, dass die Entstehung der Hals-Kanalzelle und die der Bauch-Kanalzelle nicht bloss im Gebiet der Gefässkryptogamen die nämliche ist, sondern dass die Uebereinstimmung auch noch weiter sich erstreckt, nämlich einerseits auf die Muscineen, andererseits auf die Archispermen.

Die Archegonien der Farnkräuter. — Bei den Farnkräutern (mit Ausnahme der Ophioglosseen) werden die Archegonien auf der Unterseite des Prothalliums, an dem sog. Gewebepolster angelegt. Ihre Bildung wird dadurch eineingeleitet, dass eine der oberflächlichen Zellen des Gewebepolsters sich succedan durch zwei zur Aussenseite und also auch zur Oberfläche des Prothalliums parallele Wände theilt. Die dadurch entstandenen drei Zellen liegen schichtenweise über einander und stellen der Reihe nach, von aussen nach innen, die Mutterzelle der Halsperipherie (h), die Mutterzelle der centralen Zellreihe (mc) und die Basalzelle (b) dar.

Die Basalzelle (b), welche bereits von KNY bei *Osmunda* und STRASBURGER bei *Pteris serrulata* abgebildet worden ist, ist als solche zuerst von JANCZEWSKI unterschieden worden, dem wir überhaupt unsere jetzige klarere Vorstellung über die Entwicklung und den Bau des Archegoniums zu keinem geringen Theile verdanken. (Vergleichende Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte des Archegoniums. Bot. Ztg. 1872). Die Basalzelle wird jedoch von keinerlei besonderer Bedeutung für die Entwicklung des Archegoniums. Anfänglich durch den reichlichen Gehalt an Plasma und den fast gänzlichen Mangel an Chlorophyll mit der angrenzenden Mutterzelle der centralen Zellreihe übereinstimmend, ist sie dadurch zugleich auch leicht von den benachbarten Zellen des Prothalliums zu unterscheiden, welche sich durch mehr oder weniger grossen Reichthum an körnigem Chlorophyll auszeichnen. Allmählich jedoch verschwindet der reiche Plasmagehalt der Basalzelle, es bildet sich körniges Chlorophyll und es treten endlich Theilungswände in ihr auf, wodurch sie in mehrere Zellen zerlegt wird, so dass sie dann kaum noch von den übrigen Prothalliumzellen zu unterscheiden ist (IV, V und VI).

---

*) Die hierauf bezüglichen Figuren siehe auf der lithographirten Tafel am Schlusse der Abhandlung.

Die Mutterzelle der Halsperipherie (h) theilt sich meist noch vor dem Beginn der Theilung der Basalzelle. Succedan wird sie dabei in vier kreuzweise liegende Zellen zerlegt, welche die Mutterzellen der vier, die cylindrische Halsperipherie bildenden Zellstränge darstellen. Dieselben entstehen durch mehr oder weniger schief verlaufende Querwände, deren Zahl nicht constant ist. Bei den Polypodiaceen, deren Archegonien eigenthümliche, denen eines jungen Farnwedels nicht unähnliche Krümmungserscheinungen zeigen, ist die Zahl der Zellen in den Halsreihen auf der convexen Seite des Archegoniums grösser als auf der concaven. Auf der letzteren beträgt sie meist vier, auf der convexen Seite dagegen meist sechs Zellen. Bei denjenigen Archegonien dagegen, deren Hals gerade ist, wie bei den Osmundaceen und Hymenophyllaceen, treten selbstverständlich derartige Verschiedenheiten in der Anzahl der Zellen der Halsperipherie nicht auf.

Die Mutterzelle der centralen Zellreihe (mc) stülpt sich gleichzeitig mit der Entwicklung des Halses aus (Fig. IV*) und V), sich zwischen die in der Theilung begriffenen Halszellen hineinzwängend. Darauf wird die Ausstülpung durch eine Querwand als selbständige Zelle abgetrennt und wächst nun mit dem Halse weiter, den Innenraum desselben in seiner ganzen Länge ausfüllend (Fig. IV—VI). Es ist dies die Halskanalzelle (hkz), welche sich — im Gegensatz zu den Moosen — weiterhin nicht mehr theilt und also die einzige Halskanalzelle darstellt. Die bei der Abtrennung der Halskanalzelle im Archegoniumbauche zurückbleibende, grössere Zelle, die Centralzelle (c) theilt sich in analoger Weise wiederum in zwei Zellen. Es entsteht dadurch eine kleinere, dem Halse zu gelegene Zelle, die Bauchkanalzelle (bkz) und eine grössere im Archegoniumbauche selbst liegende, die Embryonalzelle (ez, Fig. VI und VIII).

Die Archegonien der Marattiaceen, welche wie die der Equisetaceen bedeutend später als die Antheridien entstehen, entwickeln sich auf dem hier halbkugelig vorspringenden Gewebepolster der Unterseite des Prothalliums. In der Entwicklung selbst stimmen sie mit dem allgemeinen Entwicklungsgange der Archegonien überein. Der Archegoniumhals jedoch ist sehr kurz und tritt nur theilweise, höchstens mit den zwei oberen Zellen der Halsreihen über die Oberfläche des Prothalliums hervor. Der Bauch des Archegoniums ist hier vollständig in das Prothallium eingesenkt und die Zellen, welche im Prothallium den Bauch umgeben, theilen sich der Art, dass rund um den Bauch eine Hülle von tafelförmigen Zellen entsteht. (JONKMAN, Actes du congrés internat. des botanistes etc.; Amsterdam 1877.)

Die Archegonien der Ophioglosseen lassen in der Entwicklung ebenfalls kaum erhebliche Verschiedenheiten von dem oben mitgetheilten Entwicklungstypus der Farne erkennen; jedoch scheint hier die Basalzelle zu fehlen, wie dies übrigens ja auch bei den Equiseten der Fall ist. Ebenso wie bei den Marattiaceen aber ist der Halstheil sehr kurz und ragt nur wenig über die Oberfläche des Prothalliums hervor, der Bauchtheil ist gänzlich in das Prothallium eingesenkt.

Die Archegonien der Farnkräuter bieten ein vorzügliches Object zur Beobachtung der beim Oeffnen des Archegoniums stattfindenden Vorgänge. Die ursprünglichen, verhältnissmässig dünnen Membranen der beiden Kanalzellen quellen allmählich mehr und mehr auf und nehmen daher bedeutend an Volumen

*) Fig. III—VIII auf der lithographirten Tafel am Schluss der Abhandlung.

zu. Die plasmatischen Inhaltsmassen der beiden Zellen zeigen dagegen keine bemerkenswerthe Vergrösserung; ihre Zellkerne aber werden undeutlicher und scheinen endlich ganz zu verschwinden. Mit der Volumenzunahme werden die Membranen auch gallertartig. Durch die blaue Färbung, welche bei der Behandlung mit Chlorzinkjod eintritt, wird jedoch auch in diesem Zustande ihre Cellulosenatur leicht nachgewiesen. Die Quellung der Membran der Kanalzellen schreitet nun auch weiterhin noch fort, die Gallerte wird mehr und mehr wasserhaltig und geht endlich in eine homogene Schleimmasse über. Bei Zutritt von Wasser quillt dieselbe noch mehr auf und bewirkt dadurch das meist rapide und plötzliche Auseinanderweichen der vier Zellen der Archegoniummündung. Der gesammte Inhalt des Halses, d. h. also die Halskanalzelle und gleich darauf auch die Bauchkanalzelle, beide in der oben beschriebenen, veränderten Form, brechen nun aus dem Archegonium hervor. Die körnige Plasmamasse (Fig. VI) wird dabei mitunter ziemlich weit geschleudert; sie hat für die weiteren Vorgänge keine Bedeutung mehr und geht zu Grunde. Die anfangs das Plasma noch umgebende, in Folge der Aufquellung zu Schleim gewordene Membran dagegen breitet sich strahlenartig vor der Mündung des Archegoniums aus und dient augenscheinlich dazu, die Spermatozoïden einzufangen.

Die Embryonalzelle (das Ei), welche allein im Innern des Archegoniumbauches zurückbleibt, rundet sich nun ab und zeigt oft ziemlich deutlich an der Stelle, an welcher sich die Bauchkanalzelle von ihr abgeschieden hat, einen hellen Fleck, den man mit Empfängnissfleck bezeichnet. Während dieser Vorgänge bleibt der Zellkern in der Embryonalzelle erhalten, dieselbe ist nun zur Empfängniss bereit.

Dass der ausgestossene Schleim aber ein Quellungsproduct der Membran, nicht aber des plasmatischen Inhaltes ist, dafür sprechen sich die meisten Beobachter aus. JANCZEWSKI führt als Beweis die Thatsache an, dass bei Behandlung eines bereits geöffneten Archegoniums mit Alkohol das ausgestossene Protoplasma in den Kanal zurückwandert, eine Folge der sich nun contrahirenden Schleimmasse, welche anfangs das Plasma auch ausserhalb des Kanals noch umgiebt. Auch GOEBEL (Entwicklungsgeschichte des Prothalliums von Gymnogramme leptophylla Bot. Ztg. 1877.) spricht sich in ähnlicher Weise aus. Er brachte unverletzte Archegonien in Alkohol und liess darauf successive Wasser hinzutreten. Die Kanalzellenwände wurden alsdann beträchtlich dicker, die Contouren derselben blieben noch eine Zeit lang kenntlich, schliesslich aber ging die gequollene Masse in eine structurlose Gallerte über, deren Brechungsvermögen nahezu gleich dem des Wassers war. Aus diesen beiden Beobachtungen geht also ebenfalls hervor, dass die Bildung des Schleimes nicht auf die Quellung des Kanalzellenplasmas, sondern auf die der Membran der Kanalzellen zurückzuführen ist.

Die Archegonien der Equiseten. — Die Archegonien der Equiseten werden nicht geotrop wie die der Farne, sondern heliotrop aus den jedesmaligen oberen Zellen des Meristems angelegt (Fig. 6). In der Entwicklung zeigen sie nur insofern einige Abweichung von denen der Farnkräuter, als die Basalzelle, welche übrigens auch bei den Farnkräutern mehrfach eine sehr untergeordnete Rolle spielt, hier gänzlich fehlt. Im ausgebildeten Zutsande aber fällt es auf, dass die Halskanalzelle in der Richtung zur Mündung sich der Art verjüngt, dass sie gar nicht mehr den ganzen Halskanal durchzieht; dagegen sind die vier Zellen der Mündung selbst ausserordentlich verlängert und klappen sich beim Oeffnen bogenförmig zurück, so dass ein geöffnetes Archegonium, wie SACHS (Lehrb. d. Bot.) sehr treffend bemerkt, das Aussehen eines vierarmigen Ankers erhält. In Folge der geringen Entwicklung der Halskanalzelle ist die beim Oeffnen austretende Schleimmasse eine viel geringere als bei den Farnkräutern, mitunter kaum noch bemerkbar. Es fehlt also hier eine für die Farnkräuter gewiss sehr wichtige Vorrichtung

zur Einfangung der Spermatozoïden. Dies sowol, als die stark ausgeprägte Dioecie mag wol dazu beitragen, dass im Verhältniss zu den Farnkräutern soviel unbefruchtet gebliebene Archegonien hier so zahlreich angetroffen werden.

Die Makrosporen und Archegonien der Salviniaceen. — Die Makrosporangien von *Salvinia* nehmen, obwol nur sehr kurz gestielt, in analoger Weise wie die Mikrosporangien von einer Columella (Receptaculum) ihren Ursprung (Fig. 10). An Grösse jedoch die Mikrosporangien wol um das Zehnfache überragend, treten die Makrosporangien in einer Anzahl von etwa 10—20 zu einem Sorus zusammen, welcher in ganz übereinstimmender Weise wie bei den Mikrosporangien auch hier von einem kapselähnlich ausgebildeten Indusium umgeben ist. In je einem Makrosporangium wird je eine Makrospore erzeugt.

Die Hülle der reifen Makrospore von *Salvinia* besteht aus drei deutlich geschiedenen Sporenhäuten, welche gemäss ihrer Entstehung mit Episporium, Exosporium und Endosporium bezeichnet werden müssen. Die ersten Anzeichen der Keimung und der damit verbundenen Bildung des Prothalliums finden selbst im Glashause erst im Februar statt. Der Entstehungsort des Prothalliums dagegen wird schon gegen das Ende der Entwicklung der Makrospore durch einen Zellkern bezeichnet, der an der dem Stiele des Sporangiums abgekehrten Seite der Makrospore auftritt, d. h. da, wo in der That das Prothallium später gebildet wird. An derselben Stelle sammelt sich auch das Protoplasma als halbmondförmiger Wandbelag, welcher von dem übrigen Inhalt der Spore keineswegs getrennt, bereits zu der Zeit auftritt, wo der Inhalt der Spore noch in starker Volumenzunahme begriffen ist. Zur Zeit der Keimung jedoch vermehrt sich dieses Plasma sehr bedeutend, und umkleidet sich mit einer Zellmembran, worauf erst durch eine Theilungswand die Mutterzelle des Prothalliums abgeschieden wird. Diese theilt sich nun weiter, indem zuerst ein Drittel derselben abgeschnitten wird, welches ameristisch und steril bleibt. Um diese Zeit, oder kurz vorher scheint das Prothallium aus der Spore hervorzutreten, wobei das Epispor in drei Lappen zerreisst. Aus den anderen zwei Dritteln der Prothallium-Mutterzelle dagegen constituirt sich ein Meristem. Dasselbe wird mit der Zeit in zwei divergirenden Richtungen thätig; gleichzeitig damit aber entsteht an demselben das erste Archegonium, welches schon von Anfang an schräge gestellt ist. Hinter diesem hat sich nunmehr auch der ameristische und sterile Theil des Prothalliums zu einem Höcker (Fig. 15, gr.) ausgebildet. Das gesammte Prothallium stellt demnach einen ziemlich massigen Gewebekörper dar.

Die Archegonien werden auch hier acropetal angelegt, oft zu zwei Seiten des Prothalliums; diese Bilateralität ist jedoch nicht vom Lichte oder irgend welchen äusseren Einflüssen inducirt, sondern inhaerent.

Sobald ein Archegonium befruchtet worden ist, wächst das gesammte Prothallium ameristisch aus und entwickelt flügelartige, an der Makrospore herabhängende Fortsätze, welche, wie es scheint, so lange erhalten bleiben, bis die junge Pflanze sich von der Makrospore trennt. Haarwurzeln werden von dem Prothallium nicht gebildet.

Tritt keine Befruchtung ein, so bleibt das Meristem noch einige Zeit gleichmässig am Rande thätig (Marginalmeristem); aber auch in diesem Falle entwickelt es niemals Haarwurzeln. Derartige Prothallien werden durch überwuchernde Algen sehr bald erstickt.

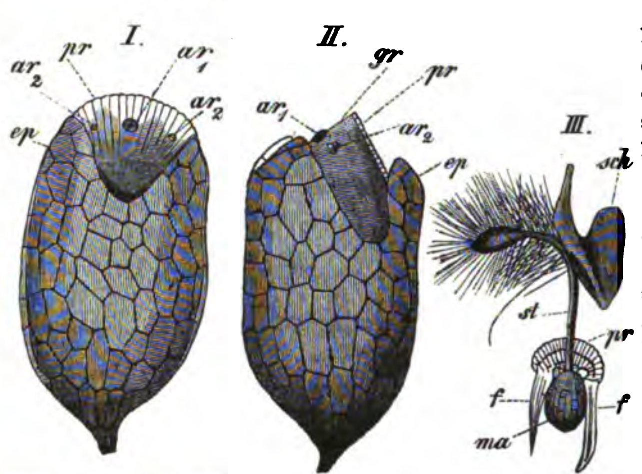
Die voranstehende Darstellung der Entwicklung des Prothalliums von *Salvinia* basirt auf den neueren Untersuchungen PRANTL's, der die Güte hatte, mir dieselben brieflich mitzutheilen, so dass es noch möglich war, sie in den Text aufzunehmen.

Die früheren Angaben JURANYI's (Ueber die Entwicklung der Sporangien und Sporen der *Salvinia natans*, Berlin 1872) weichen hiervon erheblich ab, da nach denselben die ersten Zellen des Prothalliums nach Art von Primordialzellen entstehen sollen, in ähnlicher Weise, wie es HANSTEIN für *Marsilia* angiebt. Nach den Auseinandersetzungen ARCANGELI's jedoch über die gleichen Vorgänge bei *Pilularia* ist es mir auch für *Marsilia* sehr wahrscheinlich geworden, dass auch hier das Prothallium durch Segmentirung wachse.

Die Angaben PRINGSHEIM's werden durch die Untersuchungen PRANTL's nur insofern berührt, als durch dieselben auch für *Salvinia* die a c r o p e t a l e Entstehung der Archegonien nachgewiesen wird.



Fig. 15. Keimung der Makrosporen von Salvinia natans.



I Makrospore mit dem eben hervortretendem Prothallium (pr), von dem Rücken gesehen; die drei ersten Archegonien sind in dieser Lage der Makrospore sichtbar. II dieselbe Makrospore, um 90° gegen die in I dargestellte gedreht. Das erste Archegonium (ar_1) mit dem Höcker (gr) hinter demselben. III junge Pflanze von *Salvinia natans*, noch mit der Makrospore verbunden. pr das Prothallium, f die flügelartigen Auswüchse des Prothalliums, st das Stielchen, sch das Schildchen *(Cotyledo)*. Nach PRINGSHEIM. I und II 60mal vergr. III etwa 15mal vergr.

In der Entwicklung der Archegonien selbst folgt *Salvinia* dem Typus der Farnkräuter; jedoch scheint auch hier, wie bei den Equiseten, die Basalzelle zu fehlen und die Entwicklung mit der Bildung der Mutterzelle des Halses und der Mutterzelle der centralen Zellreihe zu beginnen. Die Ausbildung des Halses, dessen vier Zellreihen in gleicher Weise wie bei den Farnkräutern angelegt werden, erfolgt jedoch vermittelst mehr oder weniger schief verlaufender Theilungswände. Im Folgenden stimmt die Entwicklung mit dem analogen Vorgange bei den Farnkräutern vollkommen überein, insbesondere auch in der Entwicklung zweier Kanalzellen, von denen die letztere, die Bauchkanalzelle auch hier die Schwesterzelle der Embryonalzelle ist. Abweichend dagegen scheint hier der Vorgang zu sein, der beim Oeffnen des Archegoniums stattfindet. In Folge der durch die Quellung der Membran der Kanalzellen hervorgerufenen Spannung scheinen die vier Zellen der Archegoniummündung nicht auseinander getrieben zu werden, sondern diese sowol wie die mit dem Prothallium nicht verwachsenen Zellen der Halsreihen werden von dem unteren Theil des Archegoniums weggerissen und gänzlich abgeworfen.

Die Annahme PRINGSHEIM's, dass nur e i n e Kanalzelle vorhanden sei, hat sich durch die Untersuchungen von STAHL und JANCZEWSKI (Bot. Ztg. 1872. pag. 440) nicht bestätigen lassen; dieselben fanden im Gegentheil z w e i Kanalzellen, eine Halskanalzelle und eine Bauchkanalzelle, in vollkommener gleicher Enstehungsweise wie bei den Farnkräutern. Leider sind diesen Untersuchungen keine Abbildungen beigegeben worden, indessen weisen auch schon die Abbildungen,

welche PRINGSHEIM selbst für diese Vorgänge giebt, darauf hin (insbes. Fig. 1 auf Taf. XXVI), dass *Salvinia* in der Entstehungsweise der Kanalzellen von den übrigen Gefässkryptogamen nicht abweicht.

Auch bei *Azolla* entwickeln sich mehrere Archegonien auf dem aus der keimenden Makrospore heraustretenden Prothallium. Die hierbei stattfindenden Vorgänge, über welche wir erst durch BERGGREN (Botaniska Notiser 1876) einige Kenntniss erlangt haben, sind jedoch um vieles complicirter, als bei *Salvinia*; es wird daher nöthig sein, vorher auf die Beschaffenheit der reifen Makrospore genauer einzugehen. Der Makrosporangiensorus wird hier nur von einem Makrosporangium gebildet, ist also monangisch. Wie sich aber aus der Entwicklungsgeschichte ergiebt (man vergl. den betr. Passus), liegt die reife Makrospore frei in der morphologisch als Indusium aufzufassenden eiförmigen Kapsel (Fig. 16, I). Bei der Entwicklung wird der grösste Theil der Wand des ursprünglich in dem Indusium befindlichen einen Sporangiums desorganisirt und aufgelöst, so dass nur ein verhältnissmässig sehr kleiner, dem Scheitel des Indusiums zugekehrter Theil (sp) erhalten bleibt. An der reifen Makrospore können wir wie bei allen Rhizocarpeen drei Membranen unterscheiden, das Episporium, das Exosporium und das Endosporium. Bei *Azolla* umgiebt das erstere (Fig. 16, ep) das Exosporium nach unten (d. h. nach dem Stiele) zu und an den Seiten als mehr oder weniger mannigfaltig differenzirte Haut; nach oben dagegen (d. h. nach dem Scheitel des Indusiums zu) differenzirt es sich zu dem sog. Schwimmapparat (Fig. 16, sw). Derselbe besteht aus mehreren (meist drei) birnförmigen, schaumigen Plasmamassen, den sog. Schwimmkörpern (sw), und wird von dem nicht desorganirten Resttheil (sp) der Sporangiumwand zum Theil schirmartig bedeckt. Letzterer ist oben mit verfilzten, feinen Fadenbildungen bekleidet, welche auf dieser Figur nicht hervortreten. In dieser complicirten Form erst füllt die Makrospore das Indusium aus, während der von dem Exospor und dem Endospor umgebene Sporenraum allein kaum zur Hälfte die Indusienhöhlung ausfüllen würde.

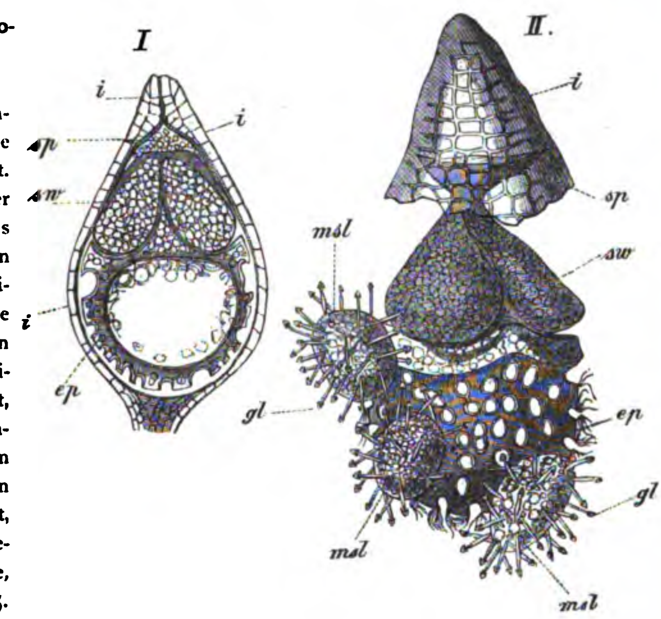


Fig. 16.
Makrospore und Makrosporangium von Azolla filiculoides, LAM.
I eine von dem noch unverletzten Indusium umgebene Makrospore im Längsschnitt. II eine Makrospore, in der oberen Hälfte des Indusiums hängend; an dem mit vielen feinen Fäden versehenen Episporium haften die Massulae vermittelst ihrer Glochiden fest. i Indusium, ep Episporium, sw Schwimmapparat, sp Resttheil der Sporangiumwand, welche bei I nach dem Scheitel des Indusiums hin den Schwimmapparat bedeckt, bei II trichterförmig umgestaltet ist. msl die Massulae, gl die Glochiden. Vgr. 75. Nach STRASBURGER.

Bei der Keimung der Makrospore zeigen zuerst die birnförmigen Schwimmkörper eine beträchtliche Volumenzunahme und bewirken dadurch das Zerreissen des Indusiums in eine obere und untere Hälfte. Die letztere wird sehr bald gänzlich abgeworfen, die obere Hälfte dagegen, welche den Schwimmapparat bedeckt, bildet einen braunen, kegelförmigen Deckel. Dadurch dass die drei Schwimmkörper sich auseinanderspreitzen, wird der Deckel gehoben. Der Resttheil der nicht desorganirten Sporangiumwand, welcher bisher den Schwimmapparat wie ein Schirm bedeckte, erfährt dadurch einige wesentliche Veränderungen (Fig. 16 II, sp). Da er nur an der Basis mit dem Deckel vereinigt ist, wird die äussere, also auch obere Seite des Schirmes der Art nach Innen gekehrt, dass derselbe nunmehr einen trichterartigen Anhang an der Spitze der Makrospore bildet. Durch einen centralen Kanal wird nach BERGGREN die Verbindung der Spore mit der Aussenwelt ermöglicht. Im Innern der Makrospore findet nun in der Scheitelgegend, wahrscheinlich in gleicher Weise wie bei *Salvinia* die Anlage des Prothalliums statt. Auch die Art und Weise des Berstens des Exosporiums, in drei Klappen, sowie das im Querschnitt dreiseitige, einen Gewebekörper darstellende, chlorophyllreiche Prothallium stimmt mit *Salvinia* überein. Selbst noch in der weiteren Entwicklung zeigt sich das Prothallium von *Azolla* durch das höckerartige Auswachsen des ameristischen Theiles dem von *Salvinia* ähnlich. In der Anlage der Archegonien scheint ein Unterschied von *Salvinia* hervorzutreten, da hier die Archegonien in der Nähe der drei Ecken entstehen, gewöhnlich eines an jeder Ecke, niemals aber das erste oder auch nur ein folgendes central angelegt wird. Wahrscheinlich ist auch hier die Entstehungsweise der Archegonien eine acropetale. Ueber die Entwicklung der Archegonien selbst liegen bis jetzt von keiner Seite Beobachtungen vor.

Das in seinem oberen Theile durch die Differenzirung zum Schwimmapparat höchst complicirte Episporium ist in seinem unteren Theile bei den einzelnen Arten verschieden zusammengesetzt. Bei *Azolla filiculoides* grenzen direct an das Exosporium warzenartige Vorsprünge, zwischen denen sich, ebenfalls an das Exospor grenzend, eine bräunliche, schaumartig differenzirte Masse befindet. Bei *Azolla caroliniana* folgt auf das Exosporium erst eine feinfaserige Zwischenmasse und auf diese eine mit knotigen Vorsprüngen versehene Haut, während die schaumartige Masse zwischen den Vorsprüngen fehlt; bei beiden Arten jedoch gehen von den Vorsprüngen des Epispors feine, peitschenförmige Fäden aus. Bei *Azolla pinnata* und bei *Azolla nilotica* folgt auf die Sporenhaut eine starke Faserschicht und auf diese eine dicke, aus radial gestellten Prismen gebildete Haut. Dieselbe zeigt an einzelnen Stellen Höcker, welche durch Verwachsungen benachbarter Prismen entstanden sind; bei *Azolla nilotica* sind jedoch die Prismen viel regelmässiger und die Höcker kleiner als bei *Azolla pinnata*. In allen diesen Fällen ist das Protoplasma als lebende Substanz zu Grunde gegangen. Die angeführten Modificationen in der äusseren Form des Epispors dürften jedoch auch für die Unterscheidung der Arten nicht ohne Bedeutung sein.

Die Makrosporen der Marsiliaceen. — Auch bei den Marsiliaceen, d. h. also bei den Gattungen *Marsilia* und *Pilularia* wird in jedem Makrosporangium nur je eine Makrospore ausgebildet. Die reife Frucht von *Pilularia* ist eine kurzgestielte, kugelige Kapsel. Ihre Fruchtschale ist sehr hart und widerstandsfähig und bezüglich ihres Baues der von *Marsilia* (man vergleiche weiter unten) ziemlich conform. Die Anordnung und Inserirung der Sporangien im Innern der Frucht erinnert jedoch mehr an *Salvinia*. Auch bei *Pilularia* entspringen die zu einem Sorus zusammentretenden Sporangien von einem gemeinschaftlichen, Columellaartigen Receptaculum. Bei *Pilularia globulifera*, der in Europa häufigsten Art, finden wir vier solcher Sori und dem entsprechend die Kapsel in 4 Fächer (Sorus-

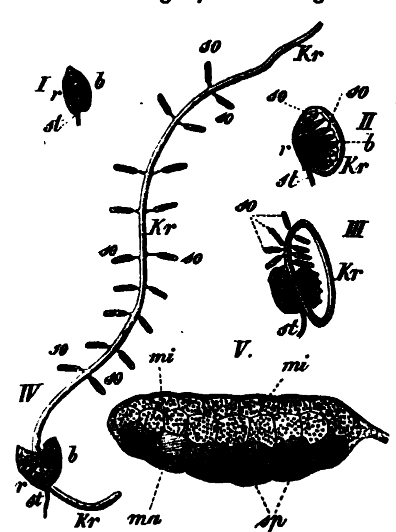
fächer) getheilt, welche von der Basis zum Scheitel emporführen. *Pilularia americana* besitzt nur drei solcher Fächer und *Pilularia minuta* sogar nur zwei. Die Receptacula entspringen von der der Fruchtschale zugekehrten Seite eines jeden Faches und nehmen anstatt einer der Columella von *Salvinia* ähnlichen Gestalt die eines von unten nach dem Scheitel aufsteigenden Wulstes an. Hinter demselben verläuft ein die ganze Länge desselben durchziehender Fibrovasalstrang. An der basalen Hälfte des Receptaculums werden vorwiegend Makrosporangien, an der dem Scheitel zugekehrten Hälfte dagegen vorwiegend Mikrosporangien ausgebildet, nur in der Mitte sind die beiderlei Sporangien mehr oder weniger vermengt. Bei der Keimung quillt das die Hohlräume der vier Fächer umgebende parenchymatische Gewebe bedeutend auf und bewirkt das Bersten der Fruchtschale, welche bei *Pilularia globulifera* vom Scheitel aus vierklappig auseinander weicht. Die aufgequollene Gewebemasse tritt als dann aus der scheitelständigen Oeffnung als hyaline Schleimmasse hervor, mit ihr zugleich auch die Mikrosporen und etwas später auch die Makrosporen Das Freiwerden derselben aus der Sporangienhülle ist ebenfalls die Folge von Aufquellungsvorgängen. —

Die Keimung von *Pilularia globulifera* beobachtete ich am schönsten bei folgender Culturmethode. Ich brachte die reifen, kugeligen Früchte auf weissen Sand, welcher auf einer etwa 1 cm. dicken Torfschicht lagerte und bedeckte das Ganze mit einer Glasglocke. Die Feuchtigkeit wurde nach Analogie des Verfahrens bei Farnculturen auch hier nur von unten zugeführt, hier freilich in ungleich höherem Maasse. Nach etwa 5—6 Tagen zerbarst die Fruchthülle alsdann in der oben angegebenen Weise. (Man vergl. darüber auch meine Abhandlung: Ueber die Entwicklung des Farnblattes, pag 5, wo indessen an 3 verschiedenen Stellen durch ein Versehen bei der Correctur das Wort »Sporangium« anstatt des Wortes »Frucht« zu lesen ist.) Wenn man die kugelige Frucht jedoch am Scheitel etwas verletzt und in lauwarmes Wasser bringt, so dass der directe Eintritt desselben erfolgen kann, so quillt oft schon nach Verlauf eines Tages die dickschleimige Masse hervor.

Die reife Frucht von *Marsilia* (Fig. 17), ihrer äusseren Gestalt nach einer Bohne nicht unähnlich, ist ebenso wie diese bilateral gebaut. Zwei seitlich zusammengedrückte Fruchtklappen sind durch eine Rücken- und Bauchnaht mit einander verbunden; zwischen beiden Klappen ist am Grunde des Rückentheiles, in der Verlängerung des Stieles noch ein schmaler Körper eingeschoben, das Notobasalstück, welches durch die Stirnnaht mit den beiden anderen Klappen verbunden wird. Die Schale der Frucht ist von grosser Festigkeit und Härte, und besteht aus fünf Schichten. Dieselben lassen in dem Notobasalstück keine besonders bemerkenswerthen Verschiedenheiten des Baues erkennen, wol aber bei den beiden symmetrischen Fruchtschalen. Die äusserste Schicht derselben, die Epidermis, sowie die unter ihr liegende, aus schmalen prismatischen Zellen gebildete Schicht besteht nur aus einer Zellenlage, jede der übrigen Schichten dagegen aus zwei oder mehr Zellenlagen (Russow, Vergl. Untersuchungen über die Leitbündel-Kryptogamen, Petersburg 1872). — Im Innern der Frucht fällt zunächst eine der Rücken-, Stirn- und Bauchnaht ringförmig anliegende, knorpelartige Gewebemasse auf, welche an der Rückennaht eine besondere Mächtigkeit erlangt und als rudimentäres Receptaculum aufzufassen ist, besonders mit Rücksicht auf den Bau der Frucht von Pilularia. Zu beiden Seiten dieses Ringes, also an den beiden flachen Seiten der Frucht sind die Sori paarig angeordnet, zu 7 bis 9 Paaren (Fig. 17). Bei der Keimung, welche am leichtesten und schnellsten in Wasser vor sich geht, quillt der knorpelähnliche Ring bedeutend auf und bewirkt dadurch das allmähliche Auseinanderweichen der drei Stücke der Fruchthülle. Zu-

nächst wird hierbei die Bauchnaht zerrissen und der nun bereits zur Gallertmasse aufgequollene Ring tritt an dieser Stelle zuerst heraus, die Sori-Paare mit sich ziehend (Fig. 17.). Der aus der zerissenen Bauchnaht hervortretende Theil des Gallertringes (Fig. 17. kr) ist dünner, als der der Rückennaht anliegende Theil desselben und zerreisst sehr bald gänzlich. Die ursprünglich ringartige Gallertmasse erhält alsdann die mehrfach missgedeutete wurmförmige Gestalt und nimmt in Folge weiteren Aufquellens beträchtlich an Umfang und besonders auch an Länge zu. Die auch jetzt noch vollständig geschlossenen Sori gelangen, nun ihre bisherige zweizeilige Anordnung beibehaltend (Fig. 17, IV.), direct in das umgebende Medium, das Wasser. Diese Keimungsstadien vollziehen sich meist ziemlich rasch. Wenn man die harte Schale an der Bauchseite etwas verletzt, so dass das Eindringen des Wassers begünstigt wird, so tritt der Gallertring bereits nach einer halben Stunde heraus. Noch mehr beschleunigt wird dieser Vorgang bei Anwendung von Wasser, welches bis auf etwa 20—25° C. erwärmt worden ist. In diesem Falle werden bereits nach wenigen Stunden die Makrosporen und Mikrosporen frei; die Befruchtung findet alsdann oft schon nach etwa 12 Stunden statt.

Fig. 17. Keimung von Marsilia elata, in natürlicher Grösse.



I—IV die aufeinander folgenden Entwicklungsstadien. I die reife, noch geschlossene Frucht; r die Rückennaht, b die Bauchnaht, st der Stiel. II die beiden Fruchtschalen sind an der Bauchnaht (b) in Folge des hervortretenden Gallertringes (kr) auseinandergewichen; so: die Sori (von den paarweise mit dem Gallertringe hervorgezogenen Soris sind der Uebersichtlichkeit wegen nur die dem Beobachter zugekehrten Sori eines jeden Sorus-Paares gezeichnet). III die beiden Fruchtschalen, welche an der Rückennath noch fest mit einander verbunden sind, haben sich zweiklappig geöffnet, die Sori-Paare hängen nur noch an dem der Rückennaht anliegenden Theile des immer weiter aufquellenden Gallertringes. IV der an der Bauchnaht hervortretende Theil des Gallertringes ist zerrissen, der Gallertring hat sich in Folge weiterer Aufquellungen bedeutend in die Länge gezogen und eine wurmförmige Gestalt angenommen, die Sori-Paare mit sich ziehend. V ein Sorus von Fig. IV, etwa 10mal vergrössert. mi die Mikrosporangien, ma die Makrosporangien. sp zwei am Scheitel bereits aus der Sporangienhülle frei gewordene Makrosporen.

Ueber die Natur des Gallertringes herrschen noch mehrfach Zweifel, obgleich bereits HOFMEISTER (Lehre von der Pflanzenzelle, S. 215) darauf hingewiesen hat, dass bei Behandlung mit Alkohol das den Gallertring bildende Zellgewebe deutlich hervortritt. Ganz unzweifelhaft wird jedoch die Cellulosenatur des Gallertringes dargethan bei der Behandlung mit Chlorzinkjodlösung. Das Zellgewebe, welches hier ebenso wie bei der Behandlung mit Alkohol als solches deutlich wird, nimmt nun auch die charakteristische blau-violette Färbung an (Cellulosereaction). Bei Zusatz von Jod (Jodlösung in Kaliumjodid) dagegen tritt keine Blaufärbung (Stärkereaction) ein, der Gallertring der reifen Frucht enthält also keine Stärke, wie RUSSOW (Vergl. Unters. p. 40) es für die in der Entwicklung begriffene Frucht angiebt.

Nach unserer Kenntniss der Entwicklungsgeschichte der Makrosporen ist bezüglich der Zusammensetzung der Makrosporenhülle anzunehmen, das dieselbe von einem Episporium, Exosporium und Endosporium gebildet wird; das erstere

derselben ist häufig in mehrere Schichten differenzirt, so besonders bei *Pilularia globulifera.*

Die Makrosporen sind annähernd eiförmig und zeigen am Scheitel eine rundliche Papille (Fig. 18.) welche durch ihre rothgelbe Farbe ausgezeichnet ist. Das Innere dieser Papille stellt einen linsenförmigen Raum dar und enthält gelblichrothes, sehr feinkörniges Plasma, während der gesammte übrige Sporenraum vornehmlich mit Stärkekörnern erfüllt ist. Eine diese beiden verschiedenen Inhaltsmasse trennenden Membran ist nicht vorhanden. Bei dem geringsten Druck gegen die Makrospore von *Marsilia* werden einige der grossen Stärkekörner aus dem Innern in das zarte Plasma des Scheitelraumes hineingetrieben, ohne dass von einem Widerstande etwas zu merken wäre (HANSTEIN, Ueber die Befruchtung und Entwicklung der Gattung *Marsilia*, PRINGSH. Jahrb. IV.). Etwa sechs Stunden nach der Aussaat bildet sich eine Membran um die in der scheitelständigen Papille befindliche Plasmamasse. Darauf erst beginnt die Theilung derselben. Es sondert sich eine grosse, centrale Plasmamasse aus, die umgeben wird von einer peripherischen, nach oben stärkeren, nach unten schwächeren Schicht. Dieselbe theilt sich darauf allmählich in immer kleinere Plasmaportionen, die wie die centrale Plasmamasse eine einfache Lage bilden; bei *Marsilia* etwa 10 Stunden nach der Aussaat. Nach Verlauf von weiteren zwei Stunden umgiebt sich die centrale Plasmamasse mit einer Membran, und wird so zur Mutterzelle der centralen Zellreihe des Archegoniums, welche in gleicher Weise wie bei den Archegonien der Farnkräuter deutlich als solche hervortritt. Darauf erst erfolgen in succedaner Weise auch die Membranbildungen der peripherischen Plasmaportionen vom Gipfel nach dem Innern der Spore zu. Der gesammte, dadurch entstandene Gewebekörper stellt nun das weibliche Prothallium dar, welches das fast gar nicht individualisirte Archegonium enthält. Nur die Zellen der Archegoniummündung und des Halses trennen sich einigermassen deutlich von dem Prothallium ab.

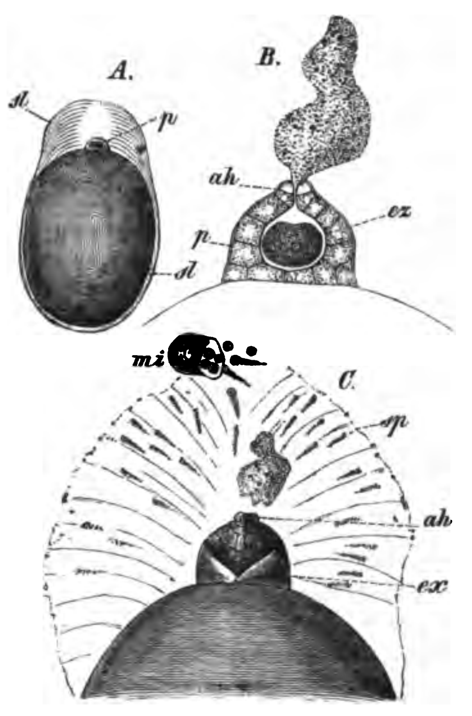


Fig. 18.

A Reife Makrospore von *Marsilia elata.* sl die die Makrospore umgebende Schleimschicht, welche am Scheitel der Spore besonders kräftig ist. p die Scheitelpapille. B und C Prothallium (p) und Archegonium von *Marsilia elata*; das letztere hat sich soeben geöffnet, die Schleimmassen, zu welchen die Halskanalzelle und die Bauchkanalzelle aufgequollen sind, sind eben herausgestossen worden. Bei B ist an dem dem Archegoniumhalse zugewendeten Theile der Embryonalzelle, welche allein zurückgeblieben ist, eine Einbuchtung zu erkennen, welche von der abgestossenen Bauchkanalzelle herrührt; ah der Archegoniumhals, ez die Embryonalzelle. — C Oberflächenansicht eines Archegoniums in demselben Entwicklungsstadium wie bei B; in der den Scheitel der Makrospore umgebenden Schleimschicht zahlreiche Spermatozoiden (sp), mi eine keimende Mikrospore, ah der geöffnete Archegoniumhals; ex der scheitelständige Theil des Exosporiums, welches in drei Klappen zerrissen ist. A etwa 15mal vergr., B 110mal, C 75mal vergr.

Die neueren Angaben ARCANGELI's über die Entwicklung des Prothalliums von *Pilularia globulifera* (Sulla Pilularia globulifera e sulla Salvinia natans. — Giorn. Bot. Vol. VIII. No. 3. 1876) weichen von den Angaben HANSTEIN's über *Marsilia* nicht unwesentlich ab. Das die Centralzelle umgebende, einschichtige Prothallium, welches ARCANGELI ebenso wie HANSTEIN beobachtet hat, geht bei *Pilularia* nicht aus der Bildung von Primordialzellen hervor, sondern durch Segmentirung.

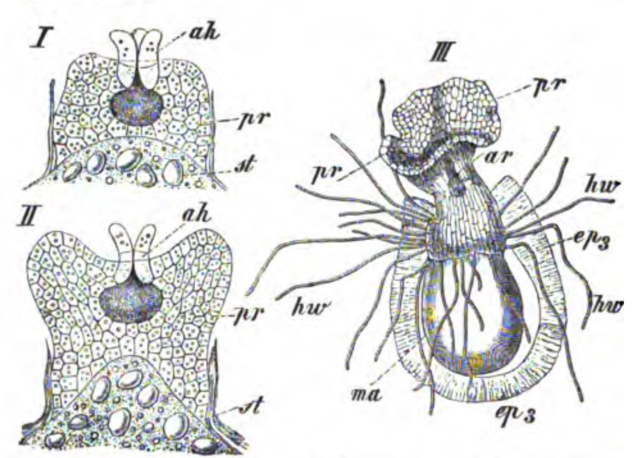


Fig. 19.
Entwicklung eines noch mit der Makrospore zusammenhängenden Prothalliums (pr) von Pilularia globulifera, wenn das Archegonium unbefruchtet geblieben ist.

I—III aufeinanderfolgende Zustände, I und II im Längsschnitt. Bei III ist das Prothallium (pr) bereits trichterartig ausgewachsen, am Grunde des Trichters das Archegonium (ar), dessen Halstheil hier sehr ausgebildet ist. hw die Haarwurzeln, ep_3 die dritte Schicht des Epispors, st Stärkekörner, ma die Makrospore. I—II Vgr. 140, III Vgr. 39.

Nach der Auffassung JANCZEWSKI's ist der hier als Prothallium bezeichnete Gewebekörper als ein dem Archegonium der Moose gleich individualisirtes Archegonium zu deuten, während die in der Makrospore nicht zu einer morphologischen Differenzirung gelangende, stärkereiche Inhaltsmasse das rudimentäre weibliche Prothallium darstellen würde. Obwol ich die von JANCZEWSKI für seine Deutung vorgebrachten Beweisgründe keineswegs unterschätze und insbesondere auch die Uebereinstimmung in der Entwicklung mit dem Moos-Archegonium nicht verkenne, so ist doch eine solche Deutung nach den jetzt vorliegenden Untersuchungen ARCANGELI's nicht mehr möglich. ARCANGELI fand nämlich, dass in den Fällen, wo das Archegonium unbefruchtet blieb, der übrige Theil des fraglichen Gewebekörpers ganz nach Art eines Prothalliums weiter wuchs (Fig. 19) und auch in gleicher Weise wie die Prothallien von *Salvinia* reichlich Chlorophyll entwickelte. Auch das vielfache Auftreten von Haarwurzeln weist darauf hin, dass hier ein allmählich sich selbstständig ernährender Gewebekörper, ein Prothallium, gebildet wird. Das Archegonium tritt demnach hier ebensowenig individualisirt auf wie bei *Isoëtes* und *Selaginella* (man vergleiche weiter unten). Es entsteht jedoch nun die weitere Frage: welche morphologische Bedeutung gebührt alsdann der stärkereichen Inhaltsmasse des Sporenraumes? JANCZEWSKI hatte dieselbe als rudimentäres, morphologisch nicht weiter differenzirtes weibliches Prothallium aufgefasst. Diese Deutung ist nicht mehr zulässig, sobald man die obige Annahme beibehält und den bei der Keimung sich bildenden Gewebekörper als das weibliche Prothallium auffasst; es bietet jedoch die Entwicklungsgeschichte der Makrosporen von *Selaginella* und *Isoëtes* hinreichende Anhaltspunkte, um in der Inhaltsmasse des Makrosporenraumes ein dem Endosperm der höheren Pflanzen analoges, resp. morphologisch gleichwerthiges Gebilde zu erblicken.

Die Entwicklung des Archegoniums der Marsiliaceen ist, wie bereits aus den obigen Auseinandersetzungen hervorgeht, noch keineswegs völlig klar gelegt. In dem fertigen Zustande zerfallen die den Scheitel des Archegoniums ursprünglich einnehmenden vier Zellen je in eine obere und untere Halszelle. Die bei der Entwicklung hervortretende centrale Zelle stellt auch hier die Mutterzelle der

centralen Zellreihe dar, welche in gleicher Weise wie bei den Farnkräutern eine Halskanalzelle, Bauchkanalzelle und Embryonalzelle erzeugt; die Bauchkanalzelle ist auch hier die Schwesterzelle der Embryonalzelle. Auch die Vorgänge beim Oeffnen des Archegoniums sind dieselben wie bei den Farnkräutern; ebenfalls durch die aufquellende Membran der Kanalzellen werden die 4 Zellen der Archegoniummündung auseinandergetrieben und so das Hervorbrechen der durch die weitere Aufquellung zu Schleimmasse umgewandelten Membran bedingt, welche nun das von ihr umgebene Plasma mit sich fortreisst. Das Letztere, so wie die Schleimmasse lagert sich auch hier vor der Archegoniummündung. Während dieser Vorgänge nimmt natürlich die am Scheitel der Spore befindliche Gewebemasse erheblich an Volumen zu und sprengt das das junge Prothallium anfangs noch deckende Exosporium, welches in drei Klappen zerreisst. Die Zellen des Prothalliums beginnen nun bereits Chlorophyllkörner zu entwickeln.

Die Ausbildung der centralen Zellreihe geht nach JANCZEWSKI (Bot. Ztg. 1872) in folgender Weise vor sich: Die Mutterzelle der centralen Zellreihe theilt sich in eine kleine, obere linsenförmige Halskanalzelle und eine untere grössere Centralzelle. Durch weitere Theilung der letzteren wird nun in der Richtung nach dem Halse zu die Bauchkanalzelle als kleine meniscusförmige Zelle abgeschieden, während der grössere Theil die Embryonalzelle darstellt. — Es findet also in der That ein mit der Entwicklung des Farnkräuter-Archegoniums vollständig übereinstimmender Vorgang statt.

Die Makrosporen von Selaginella. — Der Fruchtstand der Selaginellen stellt eine Aehre, Sporangienähre dar. Die reifen Sporangien, über deren Entwicklung die Ansichten noch auseinander gehen, sind kurz gestielte, kugelige Kapseln. Je ein Makrosporangium oder Mikrosporangium ist der Blattachsel oder der Basis der fertilen Blattes inserirt. Die Vertheilung der Makro- oder Mikrosporangien ist nicht bei allen Abtheilungen der Gattung *Selaginella* dieselbe; während meist mehrere Makrosporangien ausgebildet werden, scheint bei den Articulaten durchgängig nur das unterste Sporangium der Aehre zum Makrosporangium zu werden. Aber bei *Selaginella* sowol wie bei *Isoëtes* bildet jedes Makrosporangium mehr als eine Makrospore aus (Unterschied von den Rhizocarpeen), jedoch gelangen meist nur 4 Makrosporen zur völligen Ausbildung.

Die Makrosporen von *Selaginella* sind Tetraëder, deren Flächen sich bei der Reife meist etwas convex wölben. Die Differenzirung der Makrosporenhülle in ein Epispor, Exosporium und Endosporium ist durch die Ausbildung der beiden äusseren Häute an der reifen Spore deutlich zu erkennen. Der Inhalt der Spore ist im Gegensatz zu dem aller übrigen Gefässkryptogamen hier schon deutlich differenzirt. Das Prothallium wird bereits innerhalb der reifen Spore, am Scheitel derselben gebildet als ein Gewebekörper von meniscusförmiger Gestalt; es ist also völlig endogen angelegt. Der Inhalt des übrigen Sporenraumes ist wie die einzelnen Zellen des Prothalliums mit unregelmässig polygonalen Proteïnkörnern angefüllt, welche in eine fettreiche Grundmasse eingebettet sind.

Ueber die Entstehung des Prothalliums wissen wir nur sehr wenig. Nach den Mittheilungen PFEFFER's geht es aus der meniscusförmigen Protoplasmamasse wahrscheinlich durch wiederholte Theilungen derselben hervor, wobei Primordialzellen gebildet werden, welche sich später mit Membranen umgeben.

Bei der Keimung zeigt das Prothallium zunächst eine ansehnliche Volumenvergrösserung, und schon 6—7 Wochen nach der Aussaat wird die Sporenhülle durch das sich hervorwölbende Prothallium längs der Kanten gesprengt. Das durch Vermittlung radialer und transversaler Theilungen wachsende Prothallium hat um diese Zeit schon mehrfach Archegonien angelegt.

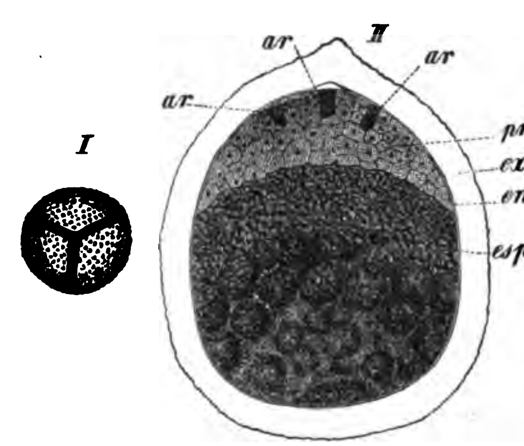


Fig. 20.

I Reife Makrospore von Selaginella helevetica, Scheitelansicht. (20mal vergr.) **II Axiler Längsschnitt einer Makrospore von Selaginella Martensii.**

II kurz vor dem Aufspringen, 6 Wochen nach der Aussaat. ar die bereits in dem Prothallium (pr) entstandenen Archegonien; unterhalb des Prothallium-Diaphragmas ist die Bildung des Endosperms (esp) schon ziemlich weit vorgeschritten. ex das Exosporium, en das Endosporium. (Vgr. 120.) — Nach PFEFFER.

Auch die übrige, bei der Reife ausschliesslich aus ungeformten Reservestoffen bestehende Inhaltsmasse der Spore zeigt bei der Keimung beträchtliche Veränderungen. Etwa 4—5 Wochen nach der Aussaat findet in derselben die Bildung von Protoplasma statt. Die Proteïnkörner vermengen sich mit der fettreichen Grundmasse zu einem trüben Protoplasma, in welchem die übrigen noch geformten Proteïnkörner vertheilt sind (nach PFEFFER, die Entwicklung des Keimes der Gattung *Selaginella).* Die Protoplasmamasse bildet sich zu sphärischen Ballen, welche sich mit Cellulosemembranen umgeben. Dieser Vorgang findet jedoch stets allmählich, in der Richtung vom Scheitel nach der Basis der Spore hin statt, so dass der an das Prothallium grenzende Theil des Endosperms mitunter bereits eine vollständige Zellbildung zeigt, während am Grunde der Spore die Entwicklung kaum bis zur Bildung der sphärischen Protoplasmaballen vorgeschritten ist.

Die Archegonien entstehen aus einer der freien Aussenflächen des Prothalliums angrenzenden Zelle, welche durch eine transversale Theilungswand in eine äussere und innere Zelle zerlegt wird. Die erstere ist die Mutterzelle der Halsreihe, die letztere die Mutterzelle der centralen Zellreihe, eine Basalzelle fehlt. In ganz analoger Weise wie bei den übrigen Gefässkryptogamen bildet sich auch hier der Archegonienhals. Nachdem in der Mutterzelle derselben durch das Auftreten zweier sich kreuzweise schneidender Wände die Anlage der vier Halsreihen gebildet worden ist, findet noch eine Quertheilung statt, so dass der Archegoniumhals schliesslich aus zwei Stockwerken besteht (bei *Isoëtes* werden 3—4, bei den Farnkräutern und Equiseten noch mehr Stockwerke gebildet). Auch die Entwicklung der Mutterzelle der centralen Zellreihe geht in derselben Weise vor sich, wie bei allen übrigen Gefässkryptogamen. Die Mutterzelle der centralen Zellreihe stülpt sich während der Entwicklung des Halses aus und zwängt sich zwischen die Halszellen hinein, alsdann ebenso wie bei den Farnkräutern eine Halskanalzelle und eine Bauchkanalzelle abtrennend. Letztere ist auch hier die Schwesterzelle der Embryonalzelle. Auch die PFEFFER'schen Abbildungen lassen, wie auch JANCZEWSKI bemerkt, recht wol diese Auffassung zu.

Die Makrosporen von *Isoëtes.* — Die fertilen Blätter der Isoëten, welche eine Rosette bilden, erzeugen in der Fovea ihrer Blattscheide je ein Sporangium. Die Mikrosporangien werden in den central gelegenen, inneren Blättern, die Makrosporangien in den äusseren Blättern der Rosette erzeugt. Die Makrosporen entstehen aus der Sporenmutterzelle als Tetraëder. Durch allmähliche Wölbung ihrer Flächen nehmen sie jedoch schliesslich bei der Reife annähernd die Ge-

stalt einer Kugel an. Die Sporenhäute sind hier ebenfalls in ein Episporium, Exosporium und Endosporium differenzirt; ihr Inhalt hat jedoch bei der Reife noch keine weiteren Differenzirungen erhalten, wie bei *Selaginella*, sondern enthält die noch ungeformten Reservestoffe. Dieselben stellen optisch und chemisch ein Gemenge von Oel und Eiweiss dar; eine Spore auf dünnem Papier zerdrückt, hinterlässt einen bleibend durchscheinenden Flecken.

Bei der Keimung werden die Makrosporen in Folge der Verwesung des Sporangiums frei; wenige Wochen nachher beginnt (Hofmeister, Beiträge zur Kenntniss der Gefässkryptogamen, 1852) ihr Innenraum sich mit Zellgewebe auszufüllen. Vom Scheitel nach dem Grunde hin durch freie Zellbildung entstehend, wird dasselbe zuerst durch hautlose Zellen gebildet. Die Membranbildung erfolgt erst, wenn der gesammte Inhalt der Sporenzelle sich in Tochterzellen umgewandelt hat. Die Zellen am Scheitel sind bedeutend kleiner als die in dem übrigen Sporenraum gebildeten. Mit Zuhülfenahme der analogen Vorgänge von *Selaginella* ist daher zu schliessen, dass der am Scheitel der Spore gelegene Theil zugleich auch der Heerd der kräftigsten und schnellsten Zellenvermehrung ist. Etwa um diese Zeit tritt das kugelförmige Prothallium, das Exosporium in der Richtung seiner drei Dehiscenzleisten sprengend, hervor. Bald darauf wird auf dem Scheitel des Prothalliums das erste Archegonium angelegt; nur wenn dieses unbefruchtet bleibt, bilden sich noch mehrere in absteigender Reihenfolge. Bei der Anlage der Archegonien theilt sich die Mutterzelle derselben durch eine zur Oberfläche parallele Wand; die dadurch gebildeten Zellen stellen die Mutterzellen der Halsreihe und der centralen Zellreihe dar; eine Basalzelle scheint zu fehlen. Die Mutterzelle der Halsreihe theilt sich darauf durch zwei sich kreuzende, auf der Oberfläche senkrecht stehende Theilungswände, worauf durch Quertheilungen der Hals in drei bis vier Stockwerke getheilt wird. Die Mutterzelle der centralen Zellreihe drängt sich nun auch zwischen die Zellen der Halsreihe hinein und theilt sich endlich in die Eizelle und zwei Kanalzellen. Die Enstehung der letzteren ist durch directe Beobachtung noch nicht festgestellt worden, es unterliegt jedoch keinem Zweifel, dass auch die Entstehung der Halskanalzellen und die der Bauchkanalzelle eine gleiche ist, wie bei allen übrigen Gefässkryptogamen. Der Hals des Archegoniums ist mit Ausnahme der Zellen der Mündung mit dem Prothallium verwachsen.

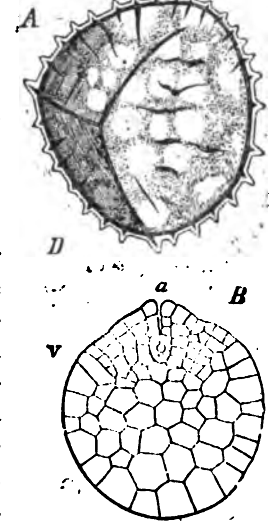


Fig. 21.
Keimung der Makrospore von Isoëtes lacustris.

A zwei Wochen nach der Aussaat, nach mehrstündigem Liegen in Glycerin, von oben gesehen. 60mal vergr. — B Axiler Längsschnitt des Prothalliums, 4 Wochen nach der Aussaat. a ein bereits geöffnetes Archegonium mit der Embryonalzelle. 40mal vergr. — Nach Hofmeister.

Der Entwicklungsgang der centralen Zellreihe zu einer Halskanalzelle und einer Centralzelle, welche letztere sich wiederum in die Bauchkanalzelle und die Embryonal- oder Eizelle theilt, ist nicht ein den Gefässkryptogamen allein zukommender, sondern wird auch bei den Muscineen und den Archispermen angetroffen. Bei den Archegonien von *Marchantia polymorpha* z. B. hat Strasburger neuerdings (Ueber Befruchtung und Zelltheilung, Taf. I., Fig. 15 und 16) die Theilung der Centralzelle in

die Bauchkanalzelle und die Embryonalzelle durch die direkte Beobachtung der Theilung des Zellkerns der Centralzelle nachgewiesen.

Ueber die Archispermen dagegen sagt STRASSBURGER (Ueber Befruchtung und Zelltheilung p. 27): »Das Archegonium oder das sog. Corpusculum der Coniferen und Cycadeen entwickelt sich durchaus ähnlich der Centralzelle des Archegoniums der höheren Kryptogamen (nach unserer Bezeichnungsweise die Mutterzelle der centralen Zellreihe). Zunächst zerfällt die einzellige Anlage in eine äussere kleine und eine innere grössere Zelle. Die äussere an den Embryosack anstossende Zelle ist die Halskanalzelle, die entweder einfach bleibt oder auch alsbald in mehrere über und neben einander liegende Zellen zerfällt.

Die innere grosse Zelle ist die Embryonalzelle (nach der obigen Bezeichnungsweise die Centralzelle); sie füllt sich langsam mit schaumigem Protoplasma und bildet das Ei. So lange dieses Ei noch jung ist, führt es den Zellkern in seinem organisch unteren, d. h. an die Halskanalzelle anstossenden Ende; dann, kurz vor der Befruchtungszeit, sieht man den Kern sich dort theilen und von dem Ei durch eine Hautschicht eine kleine Zelle abgetrennt werden, welche durchaus der Bauchkanalzelle der höheren Kryptogamen entspricht. Der dem Ei bei der Theilung zugefallene Kern wandert jetzt langsam, sich bedeutend vergrössernd, nach der Eimitte. In diesem Zustande harret das Ei der Befruchtung.«

Diese Mittheilungen STRASBURGER's über die Entwicklung des Corpusculums können wörtlich verwerthet werden, um den allgemeinen Entwicklungsgang der Mutterzelle der centralen Zellreihe des Archegoniums der Gefässkryptogamen auszudrücken, wie er bei der oben gegebenen Darstellung der einzelnen Familien geschildert worden ist. Eine so vollständige Uebereinstimmung also findet hierbei statt zwischen den Coniferen und den höheren Kryptogamen. Im Weiteren jedoch erhalten wir nun auch eine klarere Vorstellung von der physiologischen Bedeutung der Bauchkanalzelle, und es wurden nach dieser Richtung auch wiederholte Nachuntersuchungen angestellt an Polypodiaceen (mehrere Arten), Cyatheaceen (vornehmlich *Alsophila australis)* und Osmundaceen *(Osmunda regalis* und *Todea africana).* Nach Allem diesem stehe ich jetzt nicht mehr an, den Vorgang der Entwicklung des Ei's in der Weise aufzufassen, dass das junge Ei, bevor es befruchtungsfähig wird, die überflüssigen Bestandtheile abgeben muss. Dies geschieht bei allen Archegoniaten (im weiteren Sinne, also incl. der Archispermen) dadurch, dass die Bauchkanalzelle durch Theilung der Centralzelle abgetrennt wird, oder, wie es oben stets bezeichnet wurde, dadurch, dass die Centralzelle sich in die Bauchkanalzelle und Embryonalzelle (dem nun erst empfängnissfähigen Ei) theilt. Dieser Vorgang findet aber stets nur dicht vor der Reife des Archegoniums statt; bei den meisten, noch geschlossenen Archegonien findet man nur die Halskanalzelle und die Centralzelle. Die Bauchkanalzelle stellt somit ihrer physiologischen Bedeutung nach denjenigen Theil des jungen, in der Entwicklung begriffenen Ei's dar, der für die Befruchtung überflüssig ist und daher behufs der Empfängnissfähigkeit des Ei's von demselben sich loslöst.

6. Der Embryo.

I. Die Befruchtung und Bildung des Embryo.

Die Bildung des Embryo ist das Resultat der Befruchtung, welche bei den Gefässkryptogamen durch die Vereinigung eines Spermatozoïds mit der (primordialen) Eizelle dargestellt wird. Die letztere umgiebt sich in Folge dessen zunächst

mit Zellhaut, um alsdann durch succedane Theilungen zur Keimpflanze, resp. zur jungen Pflanze heranzuwachsen.

Die Befruchtung ist im gesammten organischen Reiche auf einen Copulationsakt zurückzuführen, bei welchem zwei mehr oder weniger geschlechtlich differenzirte Zellen zu einer Zelle zusammentreten. Dies geschieht, wie STRASBURGER nachgewiesen hat (besonders in seinen letzten Schriften: Studien über Protoplasma, Jena 1876, und: Ueber Befruchtung und Zelltheilung, Jena 1878), stets in der Weise, dass die gleichwerthigen Theile der copulirenden Zellen es sind, welche sich im Geschlechtsakte vereinigen. So sammelt sich z. B. bei den Coniferen die Kernsubstanz des Polleninhaltes meist in Kernform an der Befruchtungsstelle, um weiter gegen den Eikern vorzudringen und mit demselben zu verschmelzen, während ein anderer Theil des Pollenschlauchinhaltes sich mit dem Eiplasma vermengt, wie die Veränderung, welche das letztere erfährt, hinlänglich beweist. Bei den Metaspermen tritt noch der instructive Fall hinzu, dass Spermakern sowol als Eikern noch ein deutliches Kernkörperchen besitzen. Beide Kernkörperchen verschmelzen bei der Vereinigung der Kerne gesondert zusammen und da die Vereinigung der letzteren meist später vor sich geht, als die der Kerne, so sieht man in dem befruchteten Eikern anfangs meist zwei Kernkörperchen.

Die Entwicklungsgeschichte der Spermatozoïden der Gefässkryptogamen (S. 192) lehrt aber, dass die Spermatozoïden Zellen sind, welche das gesammte homogene Plasma der Spermatozoïden-Mutterzelle in sich aufgenommen haben, aus der letzteren jedoch erst dann sich bildeten, nachdem die Auflösung des Zellkerns in derselben erfolgt war. Das Spermatozoïd enthält daher ausser dem homogenen Plasma der Mutterzelle offenbar die Substanz des Zellkerns. Es liegen somit keinerlei Schwierigkeiten vor für die Auffassung, dass bei der Verschmelzung des Spermatozoïds mit der primordialen Eizelle, welche einen deutlich differenzirten Zellkern enthält, sich auch die gleichwerthigen Theile beiderlei Zellen vereinigen.

Bei den Gefässkryptogamen findet die Befruchtung nur durch die Vermittlung von Wasser statt. Die Archegonien sowol als auch die Antheridien öffnen sich allein in Folge der durch Wasser bewirkten, oben schon näher besprochenen Quellungserscheinungen, und die im Wasser umherschwirrenden Spermatozoïden wirbeln meist in grösserer Anzahl in das Archegonium hinein, gewissermassen geleitet von den vor der Archegoniummündung lagernden Schleimmassen, welche, wie oben erörtert worden ist, die aufgequollenen Zellmembranen der Kanalzellen darstellen. Nichts desto weniger vermag nur ein einziges Spermatozoïd in das Ei (Embryonalzelle) einzudringen, andere bleiben auf demselben liegen, wie STRASBURGER (Jahrbücher f. wiss. Bot., Bd. VII, p. 405) durch direkte Beobachtung bei *Ceratopteris* nachgewiesen hat.

Das empfängnissfähige Ei enthält einen deutlichen, homogenen Zellkern, und besteht im Uebrigen aus dichtkörnigem Protoplasma. An der Stelle jedoch, an welcher die Bauchkanalzelle sich von dem Ei abgetrennt hat, ist ein etwas hellerer Fleck zu erkennen, welcher allgemein als »Empfängnissfleck« bezeichnet wird, d. h. als diejenige Stelle, an welcher die Vereinigung des Spermatozoïds mit dem Ei allein möglich ist.

Nach erfolgter Vereinigung des Spermatozoïds mit dem Ei sondert das nun befruchtete, also zum Embryo gewordene Ei eine Cellulosemembran aus, mit welcher es sich vollständig umgiebt. Der Zellkern bleibt während dieses Vorganges

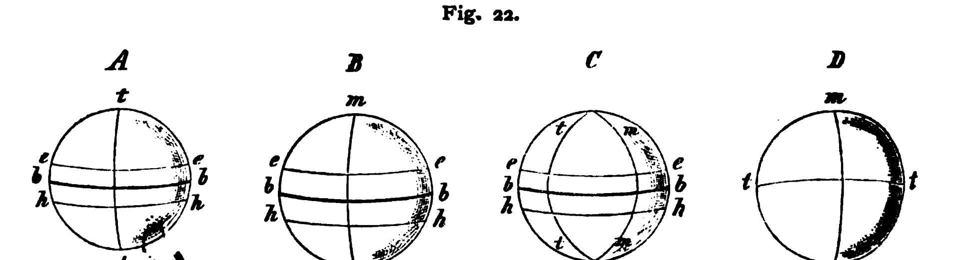
vollständig erhalten, nach einiger Zeit jedoch (bei *Marsilia* meist schon nach etwa 10 Stunden) theilt er sich in der von STRASBURGER (Ueber Zelltheilung und Zellbildung) angegebenen Weise und leitet somit auch die ebenfalls alsbald (bei *Marsilia* nach 12 Stunden) erfolgende Theilung des Embryos ein. . Die dadurch entstandene erste Theilungswand des Embryos, welche ich mit LEITGEB und VOUK als Basalwand bezeichne, nimmt bei den Gefässkryptogamen eine von der Horizontale meist nur unerheblich abweichende Lage ein, so dass der zweizellige Embryo stets in eine heliotrope und eine geotrope Hälfte zerlegt wird. Aus der letzteren entwickelt sich im Verlaufe weiterer Theilungen und Wachsthumsvorgänge constant die erste Wurzel, aus der ersteren dagegen der Stamm und die Blätter.

Der Archegoniumhals, welcher nach erfolgter Befruchtung bei den Lebermoosen sich von der Mündung beginnend allmählich schliesst, bleibt bei den Gefässkryptogamen geöffnet. Die entgegengesetzten Angaben sind unrichtig und wahrscheinlich nur auf Beobachtungen zurückzuführen, welche durch nicht genau axil geführte Längsschnitte erhalten worden sind.

II. Die Entwicklung des Embryo.

Nachdem der junge Embryo in der oben beschriebenen Art und Weise in zwei Hälften zerlegt worden ist, wird das weitere Wachsthum desselben dadurch bedingt, dass in jeder dieser Hälften sehr bald eine neue Scheidewand (Transversalwand) auftritt, welche zu der Basalwand nahezu rechtwinklig ansetzt, so dass der junge Embryo dadurch in vier Zellen (Quadranten) getheilt wird. Indem nun jeder der Quadranten durch eine auf der Basalwand und auf der Transversalwand senkrecht stehende, weitere Theilungswand (Medianwand) mehr oder weniger genau halbirt wird, wird der ganze Embryo somit in acht Zellen (Octanten) getheilt, welche in Form und Grösse untereinander übereinstimmen. Dieser Wachsthums- und Theilungsmodus ist, abgesehen von einigen unwesentlichen Abweichungen, ein für die Entwicklung des Embryos der höheren Kryptogamen ganz allgemeiner. Man kann daher die Entwicklung des Embryo für das ganze Gebiet der höheren Kryptogamen in einem Schema darstellen (Fig 22), den Embryo selbst in der idealen Form als Kugel betrachtet.

Fig. 22.



Schema eines als Kugel gedachten Embryos der höheren Kryptogamen, welcher das Entwicklungsstadium der Octanten erreicht und das epibasale und das hypobasale Glied angelegt hat. — b die Basalwand, t die Transversalwand, m die Medianwand, e—b das epibasale Glied, h—b das hypobasale Glied. A Seitenansicht, wie man sie bei den Farnen und Equiseten erhält durch Längsschnitte, welche in der Richtung der Axe und senkrecht zur Prothalliumfläche geführt sind. Die Medianwand m ist hierbei nicht sichtbar, da sie parallel zur Ebene des Papieres liegt. — B die Front- oder Rücken-Ansicht, 90° gegen A gedreht, die Basalwand

in derselben Lage wie bei A; an Stelle der Transversalwand ist nun die Medianwand sichtbar, während die Transversalwand parallel zur Ebene des Papieres liegt. — C halbe Seiten —, halbe Frontansicht, gegen die Schemata A und B um 45° gedreht, so dass die Transversalwand und die Medianwand zugleich sichtbar sind, die Basalwand hat dieselbe Lage wie bei A und B. — D die Oberflächenansicht von oben, resp. von unten. Nur die Transversalwand und die Medianwand sind sichtbar, die Basalwand liegt parallel zur Ebene des Papieres, ist also nicht sichtbar.

Nach der Bildung der Octanten wird häufig in jedem derselben eine an die Basalwand angrenzende, schmale Zelle abgeschnitten, so dass in jeder Embryohälfte eine Querscheibe von vier Zellen entsteht (Fig. 24, eb und hb). Ich bezeichne die in der oberen Hälfte gebildete Querscheibe als epibasales und die in der unteren gebildete als hypobasales Glied. Damit im Zusammenhange erscheint es auch gerechtfertigt, die durch die Basalwand abgetrennte ganze obere (Stamm-) Hälfte als epibasale Hälfte, die ganze untere (Wurzel-) Hälfte als hypobasale Hälfte zu bezeichnen.

In der Bezeichnungsweise bin ich den Vorschlägen von LEITGEB (Zur Embryologie der Farne; Akad. d. Wissensch. zu Wien, 1878, Märzheft) und VOUK (Die Entwicklung des Embryo von Asplenum Sheperdi; Akad. d. Wiss. zu Wien 1877. Juliheft) gefolgt. Für die erste Theilungswand den Namen »Basalwand« einzuführen, hat darin seine Berechtigung, dass die erste Theilungswand in der That die Grundfläche bildet für den die Wurzel erzeugenden und den den Stamm ausbildenden Theil des Embryo. Die bisher üblichen Bezeichnungen »Quadrantenwand« und »Octantenwand« wurden ebenfalls mit den resp. Bezeichnungen »Transversalwand« und »Medianwand« vertauscht, wobei noch hinzugefügt sein mag, dass bei der Ausbildung der Organe die Transversalwand stets den Stamm von dem ersten Cotyledo trennt. Das Unzulängliche der früheren Bezeichnungsweise tritt unter Anderem namentlich bei *Asplenum Sheperdi* hervor, wo nach den Untersuchungen VOUK's die Transversalwand (also die Quadrantenwand) meist später als die Medianwand (also die Octantenwand) angelegt wird.

Die bis zu diesem Grade der Entwicklung herrschende, fast vollständige Uebereinstimmung aller Embryonen der höheren Kryptogamen hört mit dem weiteren Wachsthum des Embryo auf, die generischen und zum Theil auch die specifischen Differenzirungen des Aufbaues beginnen nun hervorzutreten. Jedoch schon bei der Bildung des epibasalen Gliedes sowol, als auch bei der des hypobasalen treten bei einigen Familien, resp. Gattungen wesentliche Verschiedenheiten auf, so dass die Bildung des einen oder des anderen gänzlich unterbleiben kann. Die Gleichmässigkeit in der Entwicklung findet also bereits mit der Bildung der Octanten ihren Abschluss.

Die Lage und Richtung der Basalwand. — Schon im Vorhergehenden (man vergl. Seite 210) ist darauf hingewiesen worden, dass die Basalwand von der Horizontale nur wenig divergirt, sondern sich derselben nähert.

Bei den Equiseten, welche hierbei als Ausgangspunkt dienen mögen, ist die Wachsthumsrichtung des Prothalliums und die des Archegoniums (Fig. 7) eine ziemlich genau vertikale, d. h. negativ geotrope, die Wachsthumsaxe des Archegoniums fällt also nahezu mit der Lothlinie zusammen. Die Basalwand bildet nun allerdings niemals einen rechten Winkel mit der Archegoniumaxe, sondern ist gegen dieselbe der Art schief geneigt, dass der Richtungsunterschied etwa 60°—70° beträgt und somit von der Horizontale um etwa 20°—30° abweicht (Figur 23). Bei den Farnkräutern entspringen die Archegonien auf der Unterseite des Prothalliums und sind auch nach unten gerichtet, der Art, dass abgesehen von der schon oben (S. 195) besprochenen Krümmung des Archegoniumhalses die Wachsthumsaxe derselben mit der des Prothalliums annähernd einen rechten Winkel bildet. Da das Prothallium der

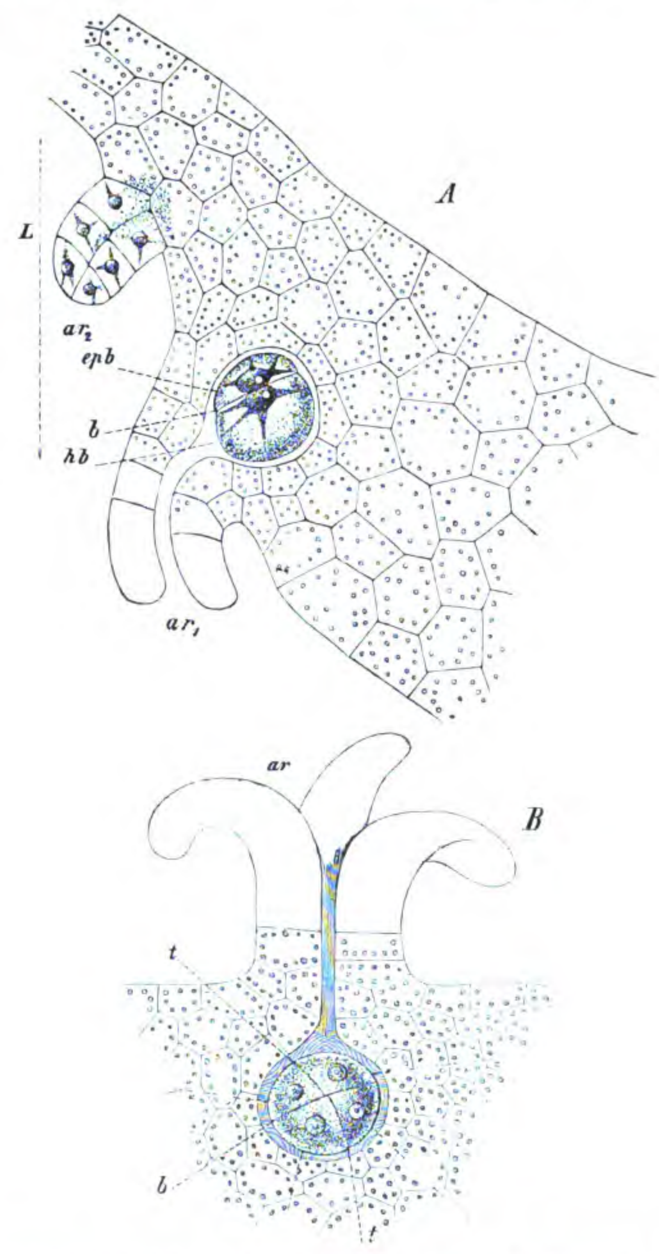


Fig. 23.

Die Lage der ersten Theilungswand (Basalwand) des Embryo bei den Farnen und Schachtelhalmen.

A ein Theil eines parallel zur Axe und senkrecht zur Fläche des Prothalliums geführten Längsschnittes des Prothalliums von *Polypodium vulgare*; in der natürlichen, etwas schief aufsteigenden, gegen die Horizontale etwa 30° geneigten Lage. ar_2 ein noch geschlossenes Archegonium, ar_1 ein geöffnetes Archegonium, welches bereits einen zweizelligen Embryo enthält. Die erste Theilungswand desselben, die Basalwand (b), hat sich, wie die noch dicht aneinander liegenden Zellkerne beweisen, eben erst gebildet. Diese Wand, deren Richtungsunterschied gegen die Horizontale etwa 30° beträgt, theilt den Embryo in eine obere (epibasale) Hälfte (epb) und eine untere (hypobasale) Hälfte (hb). Der epibasale Theil des Embryo stellt in Bezug auf die Wachsthumsrichtung des Prothalliums zugleich den vorderen, der hypobasale Theil den hinteren Theil des Embryo dar, — B Theil eines senkrecht zur Fläche und parallel zur Wachsthumsrichtung geführten Längsschnittes des Prothalliums von *Equisetum palustre*, in der natürlichen, terrestrischen Lage. Die Basalwand (b) bildet einen Winkel von etwa 20°—30° gegen die Horizontale, (t) die Transversalwand. — Der punktirte Pfeil L zeigt die Richtung der Lothlinie an. — Nach Alkohol-Material gezeichnet. Vgr. 280.

Farnkräuter jedoch niemals (wenigstens in keinem mir bekannt gewordenen Falle) eine genau horizontale Lage hat, sondern stets etwas schräge aufsteigt, so dass seine Wachsthumsaxe gegen die Horizontale um etwa 30°, in manchen Fällen sogar um 40° und noch mehr geneigt ist, so ergiebt sich, dass die Wachsthumsrichtung der Archegonien von der Lothlinie um 140°—160° abweichen muss (Fig. 23, A). Diese Zahlen bezeichnen demnach zugleich auch den Richtungsunter-

schied der Wachsthumsaxen der Archegonien der beiden in Rede stehenden Familien.

Die Richtung der ersten im Embryo auftretenden Theilungswand weicht aber bei den Polypodiaceen von der Richtung der Archegoniumaxe um etwa 10°—30° ab, der Art, dass sie sich der Horizontale nähert (Fig. 23, A). Hieraus ergiebt sich also, dass die Basalwand ungefähr denselben Richtungsunterschied, etwa 20°—30° gegen die Horizontale zeigt, wie die Basalwand der Equiseten. Dass bei den Farnen bedeutendere Abweichungen von diesem Richtungsunterschied gegen die Horizontale vorkommen, als bei den Equiseten, liegt auf der Hand, und steht mit dem Variiren der Wachsthumsrichtungen des Prothalliums im Zusammenhange. Aber selbst den extremsten Fall angenommen, dass die erste Theilungswand von der Archegoniumaxe vollständig aufgenommen wird, wird man doch nach ihrem Auftreten in Folge der nie genau mit der Horizontale zusammenfallenden Wachsthumsrichtung des Prothalliums immer noch eine obere und eine untere Embryohälfte unterscheiden müssen.

Es ergiebt sich daraus aber auch, dass es für die Anlage der ersten Theilungswand des Embryo der Farne und Equiseten völlig gleichgültig ist, welche Wachsthumsrichtung das Archegonium nimmt. Wenn es aber höchst wahrscheinlich ist, dass in jedem Falle der terrestrisch untere Theil des jungen Embryo sich in der weiteren Entwicklung zur Wurzel ausbildet, so leuchtet ein, dass die biologische Bestimmung, welche der Wurzel innewohnt, sich auch in diesen ersten Stadien der Embryo-Entwicklung schon geltend macht. Diese Erwägungen führten mich zu der Annahme, dass bei der ersten Theilung des Embryo die Schwerkraft von Einfluss sei und eine Sonderung der geotrop ungleichwerthigen Protoplasmamoleküle stattfinde.

Durch die Untersuchungen ROSANOFF's (De l'influence de l'attraction sur la direction des plasmodia des Myxomycètes. Mém. d. l. soc. imp. des sc. d. Cherbourg. T. XIV.) ist es nachgewiesen worden, dass es Protoplasma giebt, welches entschieden negativ auftritt. So die Plasmodien von *Aethalium septicum*, einem häufigen Schleimpilz, welche an steilen, feuchten Wänden in die Höhe kriechen und sich dem Rotationscentrum zuwenden, wenn sie dem Einfluss der Centrifugalkraft ausgesetzt werden. SACHS knüpft in seinem Lehrbuche (IV. Aufl. p. 813) an die Mittheilung dieser Thatsache die Bemerkung, dass es wahrscheinlich auch Protoplasma gäbe, welches sich in dieser Beziehung entgegengesetzt verhält, wodurch alsdann die geotropischen Erscheinungen eine innere Erklärung finden würden.

Einen Hinweis für die Richtigkeit einer solchen Vermuthung geben die Beobachtungen KNY's (Entwicklung der Parkeriaceen. p. 12 des Sep.-Abdr.), welche derselbe an den Brutknospen von *Lunularia*, einem im botanischen Garten zu Berlin häufigen Lebermoose aus der Gruppe der Marchantiaceen, gemacht hat. Die Zellen, welche den Haarwurzeln dieses Lebermooses den Ursprung zu geben bestimmt sind, gehen durch die ganze Dicke der Brutknospe hindurch und wachsen auch je nach der Lage der Brutknospe in dem einen oder in dem entgegengesetzten Sinne zur Haarwurzel aus. Die Anlage und Ausbildung der Haarwurzeln geht nun aber dadurch vor sich, dass sich in der für den Ursprung der Haarwurzeln bestimmten Stelle das Protoplasma an der terrestrisch unteren Aussenfläche derselben ansammelt und, indem es eine Scheidewand absondert, als Haarwurzelzelle von der Mutterzelle sich trennt. Die Thätigkeit des Protoplasma ist also hierdurch zur Genüge gekennzeichnet. — Die ersten derartigen Versuche über den Geotropismus der Haarwurzeln sind nun allerdings die von MIRBEL (Recherches anatomiques et physiologiques sur le *Marchantia polymorpha)* angestellten. Diese Versuche wurden durch PFEFFER (Studien über Symmetrie und spezifische Wachsthumsursachen, Arbeiten des bot. Institutes zu Würzburg, I, p. 77) noch erweitert, welcher noch die Beziehungen der Schwerkraft zur Contaktkraft nachwies. Dadurch jedoch, dass bei *Marchantia* die Mutterzellen der Haarwurzeln nicht durch die ganze Dicke der Brutknospe hindurchgehen, wie bei *Lunularia*,

gewähren die sonst übereinstimmenden Beobachtungen an *Marchantia* für den vorliegenden Fall weniger Beweiskraft, wie die an *Lunularia* von KNY angestellten.

Die hierdurch angeregten Fragen wurden fast gleichzeitig, aber gänzlich unabhängig von einander von LEITGEB (Zur Embryologie der Farne) und von mir auf dem Wege des Experimentes direkt zu lösen gesucht an Material, welches dem Gebiete der Gefässkryptogamen direct entstammte. Ich wählte hierzu die Makrosporen von *Pilularia globulifera* und *Marsilia elata.* Die Makrosporen wurden zwischen Hollundermark eingeschlossen, in gleicher Weise, wie es behufs des feineren Zerschneidens der Beobachtungsobjecte üblich ist. Dadurch war zunächst die Möglichkeit gegeben, die Makrosporen schon zwischen dem Hollundermark in jede beliebige Lage zu bringen. Sie wurden indessen ausnahmslos so gerichtet, dass ihre Längsaxe mit der des cylindrischen Hollundermarkes übereinstimmte, wobei es sich behufs der genauen Orientirung bei späterer mikroskopischer Untersuchung als vortheilhaft erwies, die Makrosporen noch mit etwas Wachsan die eine Hälfte des Hollundermarkes festzukleben. Das gesammte Hollundermark wurde darauf durch einen Kautschukschlauch mit einer gebogenen Trichterröhre in Verbindung gebracht, welche dazu diente, den Makrosporen von unten her die genügende Feuchtigkeit zuzuführen. Auf diese Weise war es leicht, den Makrosporen jede beliebige, genau zu bestimmende Lage zu geben und das Ganze auch auf einen Rotationsapparat zu bringen.

Bei *Marsilia elata* gelang es fast durchweg, durch Uebertragen von Wasser, welches keimende Mikrosporen enthielt, die Befruchtung zu bewirken, und schon nach Verlauf von etwa 10—12 Stunden waren die ersten Theilungen des Embryo vollzogen. Bei *Pilularia* hingegen war es nicht möglich, auf diese Weise die Befruchtung resp. Bildung des Embryo zu erzielen.

Diese Untersuchungen, welche leider wegen Mangel an Material abgebrochen werden mussten, ergaben im Wesentlichen dasselbe Resultat, welches LEITGEB bei seinen gleichen und gleichzeitigen Untersuchungen mit *Marsilia quadrifolia* gefunden hatte.

Wurden die Sporen in eine Lage gebracht, dass ihre Längsaxe mit der Horizontale zusammenfiel, d. h. also in dieselbe Lage, welche sie bei der gewöhnlichen Keimung, ohne fixirt zu werden, einnehmen, so wurde der Embryo stets der Art durch die Basalwand getheilt, dass eine obere und eine untere Hälfte gebildet wurde. Die Basalwand fiel also hier, wie bei der gewöhnlichen Keimung nahezu mit der Längsaxe der Makrospore und also auch mit der Richtung der Archegoniumaxe zusammen; auch zeigten derartig fixirte Embryonen im Laufe der weiteren Entwicklung keinen Unterschied von den frei im Wasser erzogenen. Darin aber, dass die Basalwand bei diesem Versuche stets nahezu in der Richtung der Archegoniumaxe gelegen war, — ich habe niemals beobachten können, dass die Basalwand vollständig von der Archegoniumaxe aufgenommen wird — zeigte sich, wie LEITGEB auch hervorgehoben hat, eine Wirkung der Schwerkraft ganz deutlich in der Weise, dass die Basalwand in jedem Falle eine zur Richtung der Schwerkraft nahezu senkrechte Lage einnahm, und dass die hypobasale Hälfte stets die Wurzel, die epibasale Hälfte dagegen den Stamm und die Cotyledonen ausbildete. Ein ganz gleiches Resultat erhält man, wenn die Makrosporen in einer gegen den Horizont geneigten, also schiefen Lage fixirt werden; die Lage der Basalwand stimmt auch in diesem Falle mit der Horizontale annähernd überein. Der bei dem vorigen Versuche nur sehr geringe Richtungsunterschied der Basalwand gegen die Archegoniumaxe wird dagegen hier grösser. Bei vertikal nach abwärts oder nach oben gerichteten Makrosporen giebt LEITGEB an, dass die Basalwand in der Richtung der Archegoniumaxe liege, dass also hier ein Einfluss der Schwerkraft nicht vorhanden sei. Ich erhielt von diesem von LEITGEB gefundenen Resultat erst Nachricht, lange nachdem ich meine Untersuchungen wegen Mangel an Material hatte abbrechen müssen. Ich hatte ein ganz gleiches Resultat bei zenithwärts gerichteten Makrosporen auch gefunden, wenn dieselben auf dem Rotationsapparat der Einwirkung der Centrifugalkraft ausgesetzt worden waren.

Es ergiebt sich demnach, dass die Einwirkung der Schwerkraft auf die Anlage der ersten Theilungswand kaum noch in Abrede gestellt werden kann; dass jedoch, wie bei den vertikal fixirten Makrosporen die Anpassungserscheinungen und besonders die nutritiven Beziehungen der Makrospore zum Embryo den Einfluss der Schwerkraft der Art zu überwinden im Stande sind, dass in jedem Falle der Fuss der Makrospore zugewendet bleibt. Weitere diesbezügliche Untersuchungen werden noch nöthig sein, um eine klare Einsicht der Vorgänge erhalten zu können.

Der Embryo der Filicineen. — Die genaueste Kenntniss besitzen wir zur Zeit von dem Embryo der Polypodiaceen, Marsiliaceen und Salviniaceen, für welche nach wiederholten Untersuchungen sich eine bedeutsame Uebereinstimmung herausgestellt hat, so dass die Behauptung gerechtfertigt erscheint, dass selbst die Embryonen der noch nicht untersuchten Familien, der Hymenophyllaceen, Osmundaceen, etc. kaum eine nennenswerthe Abweichung in der Entwicklung zeigen dürften.

Nachdem die epibasale (vordere) und die hypobasale (hintere) Hälfte des Embryo angelegt worden ist, wird bei den Polypodiaceen und Cyatheaceen die Octantenbildung dadurch eingeleitet, dass, in den meisten Fällen zuerst die Transversalwand auftritt, welcher erst die Medianwand folgt. Die Medianwand verläuft in der Längsaxe des Prothalliums, resp. in der Richtung derselben und stimmt also in der That annähernd mit der Mediane des Prothalliums überein. Durch die Verlängerung dieser Wand müsste, wie VOUK hervorhebt, das Prothallium in eine rechte und eine linke Hälfte zerfallen; auf Abbildungen wie die in Fig. 23, A und in der gleich orientirten Fig. 24, A, C, E und G gegebenen gelangt daher die Medianwand nicht zur Darstellung.

Von der auf diese Weise erfolgenden Ausbildung der Octanten der Farn-Embryonen finden höchstens die bereits oben erwähnten nur unwesentlichen Abweichungen statt, dass die Medianwand früher als die Transversalwand angelegt wird, wie dies nach VOUK in der Regel bei *Asplenum Sheperdi* der Fall ist. Indessen setzt auch bei dieser Species mitunter die Transversalwand früher an, als die Medianwand. Bei *Polypodium vulgare* dagegen, bei *Asplenum Trichomanes*, sowie nach den Untersuchungen von KIENITZ-GERLOFF bei *Pteris serrulata* tritt die Transversalwand früher als die Medianwand auf, wenigstens in den bisher beobachteten Fällen. Jedoch ist es sehr wahrscheinlich, dass auch hier der umgekehrte Fall eintreten kann, und dass überhaupt eine strenge Regelmässigkeit in der Aufeinanderfolge der Transversalwand und der Medianwand nicht stattfindet. Auch bei *Marsilia quadrifolia* beobachtete LEITGEB, dass von diesen beiden Theilungswänden bald die eine, bald die andere zuerst angelegt wurde.

Nach der Bildung der Octanten findet bei den meisten Farnembryonen die Anlage des epibasalen und des hypobasalen Gliedes statt (man vergl. oben), welches durch eine in einem seichten Bogen zur Peripherie verlaufende anticline Wand von dem Octanten abgetrennt wird (Fig. 24, A). Hierauf erfolgt sehr bald die weitere Differenzirung des epibasalen und des hypobasalen Gliedes, welche in beiden in übereinstimmender Weise vor sich geht. Es wird im Centrum ein aus acht inneren Zellen bestehendes Prisma gebildet, welches im Querschnitt als Quadrat erscheint, da seine beiden Grundflächen annähernd Quadrate bilden. Die dadurch abgegrenzten peripherischen Zellen werden darauf durch anticline und pericline Theilungswände mehrfach zerklüftet und liefern in der späteren Entwicklung das Rindengewebe, während die inneren acht Zellen die Urmutterzellen des axilen Stranggewebes darstellen (Fig. 24, B).

Auch die Querschnitte des epibasalen Gliedes des Embryos von *Selaginella* (vergl. Fig. 30) zeigen eine vollständige Uebereinstimmung mit denen der Farnkräuter (Fig. 24, B), während bei den Schachtelhalmen die Bildung des epibasalen Gliedes selbst sehr unregelmässig erfolgt und oft gänzlich unterbleibt, wenigstens in den beiden den Cotyledo erzeugenden Octanten (Fig. 26, VI); in der hypobasalen Hälfte dagegen findet auch bei den Schachtelhalmen häufiger die Bildung des hypobasalen Gliedes statt, und in dieser alsdann ebenfalls eine ähnliche Differenzirung, wie bei den Farn-

kräutern. Die grosse Uebereinstimmung aber, welche durch diese Theilungen des epibasalen und des hypobasalen Gliedes mit den Segmenttheilungen der Laub- und Lebermooskapsel nachgewiesen wird, legt andererseits einen Vergleich der prismatisch angeordneten Urmutterzellen des axilen Stranggewebes mit dem vierseitigen centralen Prisma des in der Entwicklung begriffenen Moossporangiums ausserordentlich nahe.

Gleichzeitig mit der Entwicklung des epibasalen und des hypobasalen Gliedes finden die Anlagen der einzelnen Organe statt, des Stammes, der Keimblätter (Cotyledonen) und der ersten Wurzel.

In der epibasalen Hälfte, welche durch die Transversalwand in zwei obere und zwei untere Octanten zerlegt wird, entwickelt sich nun aus einem der beiden oberen Octanten der Stamm, während der andere dieser beiden Octanten entweder den zweiten Cotyledo erzeugt, wie bei *Marsilia*, oder in Bildungen von Trichomen (Haargebilden) aufgeht, wie z. B. bei *Salvinia* und *Ceratopteris*. Der nächste Theilungsschritt, der bei dem weiteren Wachsthum dieser beiden Octanten vor sich geht, besteht in beiden ziemlich übereinstimmend darin, dass eine anticline Theilungswand auftritt, welche entweder der Transversalwand oder der Medianwand parallel ist. Es wird dadurch in dem Stammoctanten sowol, als in seinem Nachbar eine Zelle herausgeschnitten, welche eine einem Kugeloctanten ähnliche, umgekehrte Kugelpyramide darstellt. Hat nun diese im Stammoctanten erfolgte anticline Theilungswand eine der Transversalwand parallele Richtung genommen, so folgt derselben eine der Medianwand parallele Anticline, im anderen Falle tritt die umgekehrte Reihenfolge ein. Da die letzte Theilungswand aber stets einer der vorhergehenden parallel verläuft, der Stammscheitel aber bei seinem Wachsthum keine Gestaltsveränderung erfährt, so behält die die Spitze des Stammscheitels einnehmende Zelle fortdauernd die Form einer umgekehrten Kugelpyramide. In manchen Fällen, wie z. B. bei den *Marsiliaceen* tritt auch beim Verlauf des weiteren Wachsthums eine solche Zelle an der Spitze des Stammscheitels deutlich hervor (Fig. 24, E); in anderen Fällen ist sie dann kaum mehr erkennbar (Fig. 24, C).

Dieser dem Wachsthum des Stammes folgende Theilungsmodus, welcher in der eben dargestellten Weise eingeleitet worden ist, wird ganz allgemein als dreiseitige Segmentirung bezeichnet, die an der Spitze des Scheitels befindliche, einer umgekehrten Kugelpyramide ähnliche Zelle dagegen als Scheitelzelle, über deren Bedeutung für das Wachsthum der Pflanzenorgane man im nächsten Kapitel vergleichen wolle. Bei *Salvinia* dagegen, deren erwachsene Pflanze eine durch zwei Anticlinen, also zweiflächig zugeschärfte Zelle an der Spitze des Stammscheitels besitzt, wird die in der oben beschriebenen Weise zuerst entstandene sog. dreiseitige Segmentirung nach der dritten oder vierten Theilung in die zweiseitige übergeführt. Dadurch entsteht am Scheitel eine zweiflächig zugeschärfte Zelle (eine sog. »zweischneidige Scheitelzelle«), welche ihre beiden Seitenwände seitlich hat, also mit den Segmenten schon deutlich dieselbe Lage zeigt, wie am erwachsenen Pflänzchen (Leitgeb).

Der zweite der beiden oberen Octanten, welcher anfangs noch dieselben Theilungen erfährt, wie der Stammoctant, bleibt oft in seinem Wachsthum gegen seinen Nachbar sehr zurück. In diesem Falle (z. B. bei *Salvinia*) werden nach den Untersuchungen Leitgeb's auch die Theilungen allmählich unregelmässig, und aus den peripherischen Zellen sprossen endlich Haare hervor, die später auch an anderen Stellen des sich entwickelnden Stammes hervortreten. Wenn jedoch dieser Octant, wie bei *Marsilia*, die Ausbildung des zweiten Keimblattes übernimmt, so schreitet das Wachsthum dieses Octanten schneller fort, als das des Stammoctanten und führt meist sehr bald zu der Anlage und Entwicklung der Blattfläche. (Näheres hierüber wolle man im folgenden Kapitel nachsehen.)

Aus den beiden unteren Octanten dagegen entwickelt sich stets das erste Keimblatt, der Cotyledo (Fig. 24, D, F, H). Dem ersten Wachsthum derselben folgen zu beiden Seiten der Medianwand zwei ihr parallele, anticline Theilungswände, welche demnach zur Transversalwand sowol, als zur vorderen Fläche des epibasalen Gliedes senkrecht verlaufen. Die darauf folgenden Theilungen setzen ebenfalls rechtwinklig zu den vorhergehenden an und leiten somit einen Theilungsmodus ein, der im Wesentlichen darin besteht, dass in den jüngsten Theilen des wachsenden Organs anticline und pericline Theilungswände in abwechselnder Aufeinanderfolge ansetzen, der Art, dass die anticline Theilungswand die ihr stets vorhergehende pericline halbirt: ein bei der Entwicklung zu einer Zellfläche ziemlich constanter Theilungsmodus, der daher auch bei der flächenartigen Entwicklung der Farn-Prothallien stattfindet (S. 165) und allgemein als der Ausdruck des sog. »Randzellenwachsthums« betrachtet wird.

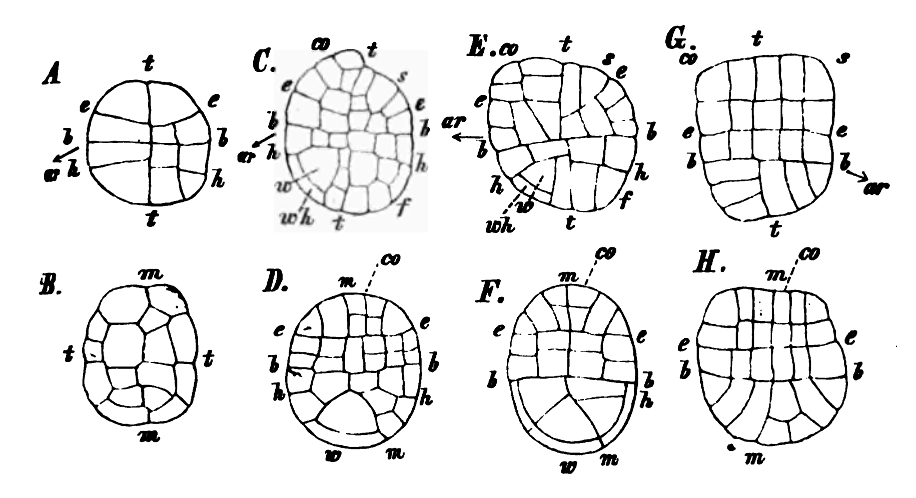


Fig. 24.

Embryonen der Filicineen. — b die Basalwand, t die Transversalwand, m die Medianwand; e die obere Wand des epibasalen Gliedes, h die untere Wand des hypobasalen Gliedes, s der Stamm, co der (erste) Cotyledo, w die Wurzel, wh die Wurzelhaube, f der Fuss. Der Pfeil zeigt die Richtung der Archegoniumaxe an, nach der Archegoniummündung zu. A *Cyathea medullaris*, in gleicher Lage und etwa gleichem Entwicklungsstadium wie Fig. 22, A; B *Adiantum cuneatum*, Querschnitt etwa in der Höhe der Basalwand, die Differenzirung des hypobasalen und des epibasalen Gliedes veranschaulichend. C und D *Asplenum Serpentini;* E und F *Marsilia (elata?)*; G und H *Salvinia natans*. C, E, G (Seitenansichten) und D, F, H (Cotyledo und Wurzel) die analogen Ansichten des Embryo von *Asplenum, Marsilia* und *Salvinia*. C und D bezieht sich nicht auf einen und denselben Embryo. (Die analogen Ansichten von C, E, G zeigt für Equisetum die Figur 26, VII—XI, die von D und F die Fig. 26, VI). — B nach KIENITZ-GERLOFF, E und F nach HANSTEIN, G und H nach LEITGEB, die übrigen Figuren nach der Natur. Sämmtliche Figuren etwa 230 mal vergr.

Dieser Zelltheilungsmodus, welcher bei der Entwicklung des ersten Keimblattes, des Cotyledo, in dem gesammten Gebiet der Filicineen allgemein verbreitet ist, wurde zuerst von HANSTEIN für *Marsilia* kennen gelehrt. Auch *Salvinia*, über deren Anlage des Cotyledo man bisher eine andere Vorstellung hatte, steht nach den neueren Mittheilungen LEITGEB's und nach eigenen Nachuntersuchungen in der Entwicklung des Cotyledo nicht mehr vereinzelt da. Der Cotyledo von *Salvinia*, das sog. Schildchen, geht vielmehr

aus den analogen beiden Octanten hervor, wie der Cotyledo von *Marsilia,* und beginnt auch sein Wachsthum ganz übereinstimmend mit dem letzteren (Fig. 24, F und H.)

Die Flächenausbildung des Cotyledo erfolgt vorzüglich in der Ebene des dem Cotyledo anliegenden epibasalen Gliedes (Fig. 24, D, F, H) und führt im Falle eines annähernd gleichmässigen Wachsthums zunächst zu einer halbkreisförmigen Gestalt; so bei *Salvinia* und den meisten Polypodiaceen. Wenn jedoch die der Medianwand angrenzenden Theile des Cotyledo ein stärkeres Wachsthum erfahren, als die weiter von derselben entfernten, so nimmt der Cotyledo allmählich eine kegelförmige Gestalt an *(Marsilia).* Bei der letzteren Gattung wird die Streckung und das Längenwachsthum des Cotyledo wesentlich durch die Betheiligung des epibasalen Gliedes gefördert, dessen Antheil an der Bildung des Cotyledo bei vorgerückteren Embryonen oft die Hälfte des ganzen Cotyledo beträgt. Auch bei *Salvinia* betheiligt sich der dem Cotyledo (Schildchen) anliegende Theil des epibasalen Gliedes anfangs an dem Längenwachsthum und wahrscheinlich ebenso auch bei den Polypodiaceen, resp. den übrigen Filicineen.

In der hypobasalen Embryohälfte werden ebenfalls durch die Transversalwand zwei obere und zwei untere Octanten geschieden; die beiden oberen derselben erzeugen den Fuss, aus einem der unteren geht die erste Wurzel hervor, während der andere durch seinen Nachbar allmählich entweder gänzlich unterdrückt wird oder sich auch mit bei der Entwicklung des Fusses betheiligt.

Bei der Entwicklung des Fusses treten in den beiden oberen Octanten im Allgemeinen zwar Theilungswände hervor, welche auf einander senkrecht stehen und nach allen drei Richtungen des Raumes ansetzen; aber auch im weiteren Verlaufe der Entwicklung finden hier keine besonderen Differenzirungen statt. Beide Octanten bilden schliesslich einen im Verhältniss zu den übrigen Octanten grosszelligen Gewebekörper, dessen allseitig gleichmässiges Wachsthum auch in der durchaus gleichmässigen Zellenanordnung sich äussert. Bei der Bildung des Fusses betheiligt sich, ausgenommen vielleicht bei *Salvinia* (Fig. 24, G), wahrscheinlich in der Regel auch das hypobasale Glied (Fig. 24, C und E). Der Fuss, eine Bezeichnung, welche von HOFMEISTER herstammt, aber keineswegs das Wesen des Organs ausdrückt, hat die Bestimmung, dem jungen Embryo in der ersten Zeit die für denselben nöthigen Nahrungsstoffe aus dem Prothallium herbeizuschaffen. Der Fuss ist also ein Saugorgan und hat als solches dieselbe physiologische Bedeutung für den Embryo, wie die Wurzel für die erwachsene Pflanze.

Die Entwicklung der ersten Wurzel findet in demjenigen der beiden unteren Octanten statt, welcher dem den Stammscheitel anlegenden polar entgegengesetzt ist. Dieser (Wurzel-) Octant wird demnach von der Basalwand, der Transversalwand und der Medianwand im entgegengesetzten Sinne begrenzt, wie der Stammoctant. Der Wurzeloctant dehnt sich bei seiner Entwicklung sehr bedeutend aus und es treten in ihm nach erfolgter Anlage des hypobasalen Gliedes zunächst in ganz analoger Weise wie im Stammoctanten succedan zwei anticline Theilungswände auf, durch welche ebenso wie in dem den Stamm erzeugenden Octanten eine dem Octanten ähnliche Kugelpyramide begrenzt wird. In dieser setzt nun aber eine pericline Wand an, welche nach aussen hin die erste Kappenzelle abtrennt (Fig. 24, C und E; wh). Die dadurch entstehende innere Zelle wird zur Mutterzelle des Wurzelkörpers (Fig. 24, w), welche sich

vor allen übrigen Zellen des jungen Embryo durch ihre Grösse auszeichnet. Dieselbe nimmt jetzt bereits den Wachsthums- und Theilungsmodus an, welcher fernerhin in der Wurzel der erwachsenen Pflanze stattfindet, daher bezüglich des weiteren Wachsthums der Wurzelhaube auf die Darstellung, welche für die Entwicklung der Wurzel der erwachsenen Pflanze gegeben ist, verwiesen sein mag.

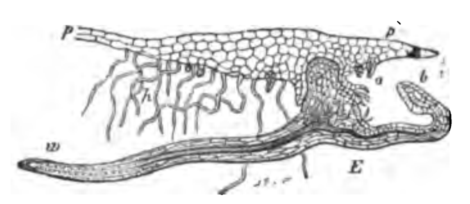


Fig. 25.

Adiantum Capillus Veneris, junge noch mit dem Prothallium zusammenhängende Pflanze, welche bereits das Archegonium zersprengt hat. Der Fuss hängt allein noch mit dem Prothallium zusammen, während die erste Wurzel im Begriff steht, in den Boden einzudringen. Längsschnitt parallel zur Axe des Prothalliums. p Prothallium, h Haarwurzeln, a Archegonium, b der Cotyledo, w die erste Wurzel, etwa 10 mal vergr. (Aus SACHS Lehrbuch).

Durch das gesteigerte Wachsthum des Wurzeloctanten wird der durch die Medianwand von ihm getrennte Nachbaroctant sehr bald mehr oder weniger unterdrückt, so dass in demselben oft nur accessorische Theilungen stattfinden. Mitunter jedoch treten auch mehr oder weniger regelmässig aufeinander folgende, senkrecht zu einander ansetzende Theilungswände in diesem Octanten auf, in ähnlicher Weise, wie in den die Bildung des Fusses herbeiführenden Octanten z. B. *Asplenum* (Fig. 24, D). In diesem Falle wird dieser Octant ebenfalls mit zur Bildung des Fusses verwendet.

Bei den Polypodiaceen ist das Wachsthum der Wurzel oft ein derartig gesteigertes, dass dieselbe an Volumen sogar den Cotyledo weit übertrifft, der in der epibasalen Hälfte in Folge der schnelleren und intensiveren Wachsthumsvorgänge den Stamm bald bedeutend überragt (Fig. 25). Der Fuss aber, der sich von Anfang an durch die Grösse der Zellen auszeichnet, stellt nach einiger Zeit sein weiteres Wachsthum fast gänzlich ein, dies jedoch meist erst längere Zeit, nachdem die erste, völlig endogen angelegte Wurzel in den Boden eingedrungen ist, ja es scheint sogar, dass die junge Pflanze erst dann nicht mehr des Fusses bedarf, wenn bereits die zweite Wurzel, welche ebenfalls endogen entsteht, im Stande ist, die Nahrungszufuhr zu besorgen. Diese Vermuthung kann natürlich auf die Hymenophyllen, bei denen ausser der embryonalen Wurzel eine zweite Wurzel nicht mehr zur Anlage gelangt, keinen Bezug finden. Der Durchbruch des jungen Embryo durch die Archegoniumhülle erfolgt in Folge der Streckungen des Cotyledo und der ersten Wurzel. Eine Verschiebung der ursprünglichen Lage der Organe findet dabei, soweit unsere Beobachtungen reichen, im ganzen Gebiet der Filicineen nicht statt, ausser bei *Salvinia*. Diese wurzellose Pflanze, welche sich von den übrigen Filicineen dadurch unterscheidet, dass im Embryo die Differenzirung einer Wurzel unterbleibt, hat in der embryonalen Anlage den Fuss, welcher in der hypobasalen Hälfte allein zur Ausbildung gelangt, der Archegoniummündung zugekehrt. In Folge der etwas schief gegen die Archegoniumaxe verlaufenden Basalwand ist die epibasale Hälfte der Art orientirt, dass der den Stamm ausbildende Octant dem Grunde des Archegoniums zugekehrt ist, die den Cotyledo bildenden Octanten dagegen abgewendet sind. Auch hier überwiegt das Wachsthum dieser Octanten das des Stammoctanten sehr bedeutend, so dass derselbe nur wie ein Anhangsgebilde des Cotyledo erscheint und von demselben auch völlig bedeckt wird. In Folge dieses intensiven Wachsthums des Cotyledo wird die Archegoniumhülle zersprengt,

wobei die Archegoniummündung seitlich neben den Fuss zu liegen kommt. Durch eine nun erst eintretende, erhebliche Streckung des epibasalen Gliedes jedoch, dessen Wachsthum an der dem Stammscheitel zugekehrten Seite um vieles beträchtlicher ist, als an der entgegengesetzten Seite, wird der Stammscheitel allmählich nach oben gewendet, so dass er nun eine Lage einnimmt, welche gegen die ursprüngliche nahezu um 180° verschieden ist. Das epibasale Glied wächst dabei zu dem sogenannten »Stielchen« aus, der Cotyledo zu dem dreizipfligen Schildchen (Fig. 15, III). — Bei *Azolla*, der zweiten Gattung der Salviniaceen ist eine ähnliche Verschiebung der embryonalen Organanlagen im Verlauf des weiteren Wachsthums nicht beobachtet worden (BERGGREN, Botaniska Notiser. 1876). Auch unterscheidet sich *Azolla* durch die Differenzirung der hypobasalen Hälfte, in welcher die Ausbildung einer Wurzel erfolgt, wesentlich von *Salvinia*, jedoch sistirt nach BERGGREN die erste Wurzel bereits nach einiger Zeit ihr bisheriges Wachsthum. Es tritt seitlich eine neue Wurzel hervor, welche anfangs von einer Scheide umgeben ist. Die letztere wird später desorganisirt und es entstehen dabei eine Menge in Verticillen geordneter Wurzelhaare, welche sich bei den späteren Wurzeln nicht wieder finden. Die nachfolgenden Wurzeln dagegen entstehen in gleicher Weise wie bei den übrigen Filicineen.

Die ersten Untersuchungen über die Entwicklung des Embryo der höheren Kryptogamen, welche auf die Erforschung der beim Wachsthum des Embryo stattfindenden Zelltheilungen gerichtet waren, sind von HOFMEISTER unternommen worden (Vergleichende Untersuchungen, Leipzig 1851 und Beiträge zur Kenntniss der Gefässkryptogamen, Kgl. Sächs. Ges. d. Wiss. 1852 und 1857). Für die Farnkräuter und Schachtelhalme wurde dadurch die Auffassung begründet, dass die Bildung der ersten Vegetationsorgane der jungen Pflanze sich bereits auf die ersten Wachsthumserscheinungen, d. h. auf die ersten Theilungen des Embryo zurückführen lassen. Ueber die Orientirung der bei den ersten Theilungen entstehenden Quadranten herrschte jedoch keineswegs eine völlige Klarheit und besonders waren die Mittheilungen HOFMEISTER's selbst mehrfach einander widersprechend. Am meisten aber musste die Angabe auffallen, dass der sogenannte »Fuss« die primäre Axe des Embryo darstellen sollte, welche nicht zur Entwicklung gelange, der aber in der That zur Ausbildung kommende Stamm als die secundäre Axe aufzufassen sei.

Zu einer wesentlich verschiedenen Auffassung gelangte PRINGSHEIM (Zur Morphologie der *Salvinia natans*, Jahrb. f. wiss. Bot. III.), der den noch ungetheilten, einzelligen Embryo direkt als die Scheitelzelle des Stammes auffasste und die ersten Theilungen des Embryo demnach als die ersten Segmente, welche in gleicher Weise, wie bei dem Stamm der erwachsenen Pflanze erzeugt werden. HANSTEIN, der darauf die Embryologie der Gattung *Marsilia* studirte (Die Befruchtung und Entwicklung der Gattung Marsilia, Jahrb. f. wiss. Bot. IV.), kam zu der Ansicht, dass bei denjenigen Gefässkryptogamen, welche eine Wurzel ausbilden, der Wurzeltheil und der Stammtheil durch die erste im Embryo auftretende Wand geschieden würden; die dadurch entstandene Stammhälfte aber, welche auch von HANSTEIN als die primäre Scheitelzelle des Stammes aufgefasst wurde, trenne als erstes Segment die Mutterzelle des ersten Blattes ab. Dadurch würde die Stammhälfte in zwei mehr oder weniger gleich grosse Kugelquadranten getheilt. Indem nun aber in der Wurzelhälfte in analoger Weise der Fuss als erstes Segment abgeschieden würde, wird der Embryo in vier Quadranten getheilt, welche die Mutterzelle des Stammes, des ersten Blattes, der ersten Wurzel und des Fusses darstellen. Während HANSTEIN somit gewissermaassen die Auffassungen von HOFMEISTER und PRINGSHEIM vereinigte, zeigte er doch andererseits, dass die Orientirung dieser vier Quadranten eine ganz bestimmte sei. Unter dem Stammquadranten liegt, durch die Basalwand getrennt, der Fussquadrant, unter dem Blattquadranten der Wurzelquadrant.

Das Uebereinstimmende in der Auffassung von PRINGSHEIM und HANSTEIN liegt also in der Annahme, dass der einzellige Embryo, resp. die obere Hälfte des zweizelligen Embryo (letzteres bei den Formen, welche eine Wurzel ausbilden) direkt die Scheitelzelle des zukünftigen

Stammes darstellt, von welcher in gleicher Weise, wie bei der erwachsenen Pflanze Segmente abgeschieden werden.

Nach den neueren vergleichenden Untersuchungen von KIENITZ-GERLOFF, LEITGEB und VOUK werden jedoch in dem ganzen Gebiet der Filicineen durch die ersten Theilungen des Embryo acht mehr oder weniger gleich grosse Octanten erzeugt, ohne irgend welche Andeutung einer auf die Anlage der einzelnen Organe hinweisenden, morphologischen Differenzirung. Die Annahme einer primären Scheitelzelle, im Sinne PRINGSHEIM's und HANSTEIN's, welche sich in gleicher Weise segmentirt, wie die Scheitelzelle der erwachsenen Pflanze, wird somit also ausgeschlossen.

Durch mehrfache Untersuchungen, welche an *Marsilia elata, Salvinia natans,* sowie an einigen *Polypodiaceen* und *Cyatheaceen* angestellt wurden, habe ich mich jedoch überzeugt, dass der Entwicklungsgang des Embryo insofern stets der nämliche ist, dass erst nach der Bildung der Octanten die Differenzirungen behufs der verschiedenen Organanlagen stattfinden.

Auch der Embryo von *Ceratopteris,* der nach KNY sich in anderer Weise entwickeln sollte, als der der (übrigen) *Polypodiaceen,* nimmt einen ganz ähnlichen Entwicklungsgang an, wie der Embryo der *Polypodiaceen* und der von *Marsilia.* So nach den neueren Untersuchungen LEITGEB's, deren Kenntniss ich einer brieflichen Mittheilung desselben verdanke. LEITGEB hebt dabei hervor, dass es überraschend ist, wie gleich die Theilungsvorgänge sind. Nur darin besteht der Unterschied, dass das »zweite Blatt«, welches bei *Marsilia* aus einem selbständigen Octanten entsteht, bei *Ceratopteris* aus dem Stammoctanten hervorgeht, während der Nachbaroctant (bei *Marsilia* den zweiten Cotyledo bildend) nur ein Trichom entwickelt. Das letztere erinnert also an *Salvinia*, bei welcher ebenfalls der Nachbar des Stammoctanten sich in der Bildung von Trichomen erschöpft.

In Folge der im Vorstehenden mitgetheilten Ergebnisse wurden auch die Embryonen der Equisetaceen einer Nachuntersuchung unterzogen. Dieselbe ergab, dass auch hier die Octantenbildung der Organanlage vorangehe. Wie also bereits am Beginn dieses Abschnittes hervorgehoben worden ist, sind die Embryonen der Equisetaceen von denen der Filicineen bis zur Bildung der Octanten thatsächlich kaum zu unterscheiden.

Der Embryo der Equisetaceen. — Nach der Bildung der Octanten tritt bei den Equisetaceen keine solche Regelmässigkeit in der Erzeugung des epibasalen und des hypobasalen Gliedes hervor, wie es bei den Filicineen offenbar der Fall zu sein scheint.

In der epibasalen Hälfte entwickelt sich der eine der vier Octanten zum Stamm. Bei dem Wachsthum desselben werden in analoger Weise wie bei den Filicineen in succedaner Aufeinanderfolge anticline Wände gebildet, welche den den Embryooctanten selbst abgrenzenden Zellwänden parallel sind. Auf eine der Basalwand parallele Theilungswand, welche (wenigstens in diesem Octanten) zugleich auch die Abtrennung des epibasalen Gliedes bewirkt (Fig. 26, I und II), folgen zwei der Transversal- und der Medianwand parallele Wände, deren gegenseitige Aufeinanderfolge jedoch nicht constant ist. Auch dem weiteren Wachsthum des sich nun kegelartig hervorwölbenden Stammes folgen zunächst nur anticline Wände, von denen die erste ebenfalls der Basalwand, die zweite und dritte jenachdem der Transversalwand und die vierte wieder der Basalwand parallel verlaufen, u. s. w. Da jedoch die einmal begonnene Reihenfolge der Theilungswände auch fernerhin unverändert bleibt — eine Aenderung derselben wäre mit dem Gesetz der rechtwinkligen Schneidung gänzlich unvereinbar — so wird ein stetiger Turnus (Umlauf) von drei gleichartig aufeinander folgenden anticlinen Theilungswänden gebildet, der Art, dass die homologen Wände der einzelnen Umläufe parallel verlaufen. Am Scheitel des fortwachsenden Stammes aber wird dadurch stets eine dem Stammoctanten des Embryo ähnliche Zelle herausgeschnitten, welche wie bei *Marsilia* eine umgekehrte Kugelpyramide

darstellt und die äusserste Spitze des Stammes einnimmt (Fig. 26, II, VIII, IX und X).

Diese Zelle wird wie bei den Filicineen im Sprachgebrauch ebenfalls »Scheitelzelle« genannt, die durch die anticlinen Wände in der eben angegebenen Weise von ihr abgeschnittenen Stücke »Segmente«, und der ganze Theilungsmodus »dreiseitige Segmentirung«. Die Bedeutung jedoch, welche der Scheitelzelle für das Wachsthum der Organe bisher zugeschrieben worden ist, ist nach den Erörterungen von SACHS auf ein Minimum zurückzuführen, wie dies im folgenden Kapitel näher ausgeführt ist.

Das Wachsthum des Stammes aber überwiegt bezüglich der Volumenzunahme oft schon von Anfang an das seiner Nachbarn so beträchtlich, dass derselbe sehr bald den grössten Theil der epibasalen Hälfte einnimmt (Fig. 26, II, VIII, X, XI).

Von den drei dadurch unterdrückten Octanten erinnern die durch die Transversalwand von dem Stammoctanten getrennten zwei Octanten (Fig. 26, VI) durch ihre ersten Theilungen an den Cotyledo der Filicineen (Fig. 24, D, F, H) und bilden auch in der That die Anlage des Cotyledo, welcher jedoch hier nicht zu der Entwicklung gelangt, wie bei den Filicineen.

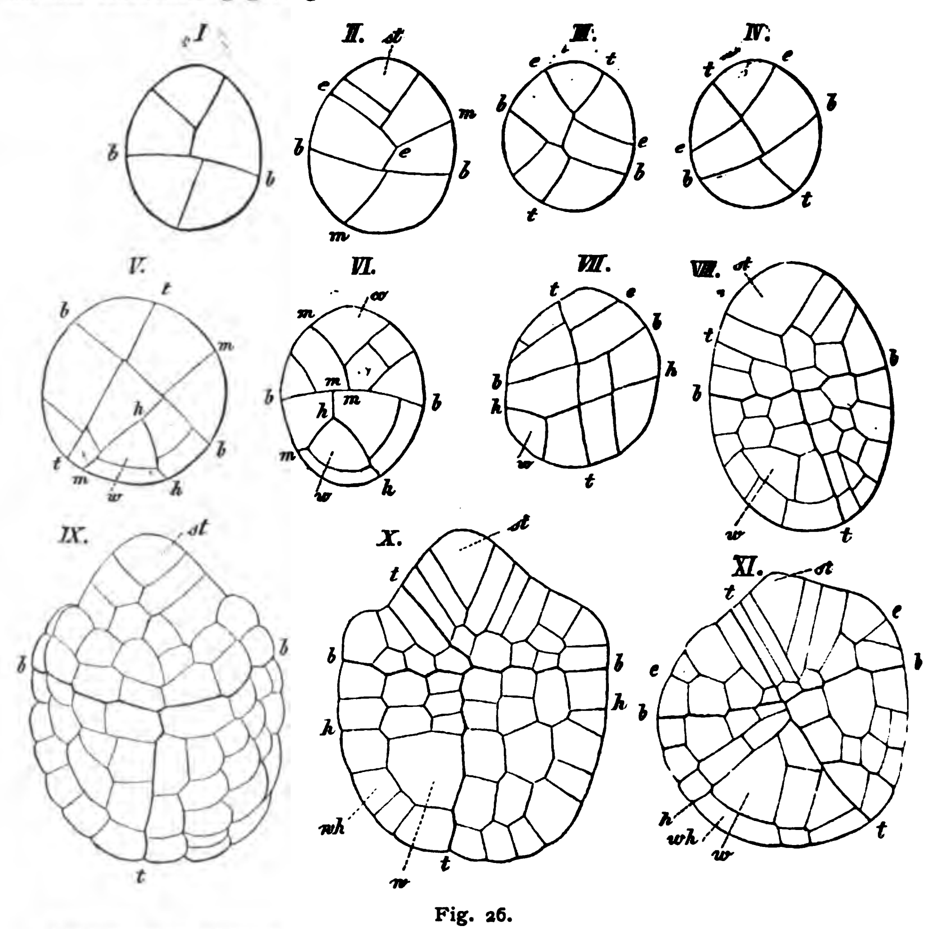


Fig. 26.

Embryoentwicklung von Equisetum. — I—II und XI Embryonen von *Equisetum palustre*, I und II aufeinanderfolgende Zustände in einer und derselben Lage (Frontansicht); III—X Embryonen von *E. arvense;* III, IV, V, VIII und IX Oberflächenansichten aufeinanderfolgender Entwicklungszustände in einer und derselben Lage; X optischer Längsschnitt von IX. — XI ein

Embryo von *Equisetum palustre*, ungefähr in gleicher Lage und gleichem Entwicklungsstadium wie X, ebenfalls im optischen Längs- schnitt. — III und IV ein und derselbe Embryo *(E. arvens)*, IV gegen III um 180° gedreht. VI und VII Rücken- und Seitenansicht eines und desselben Embryo. — b die Basalwand, t Transversalwand, m die Medianwand, e die obere Wand des epibasalen Gliedes, h die untere Wand des hypobasalen Gliedes, st die Stammspitze, co der (erste) Cotyledo, w die Wurzel, wh die Wurzelhaube, f der Fuss. — Sämmtliche Figuren etwa 300 mal vergrössert. — In meiner Abhandlung: »Die Entwicklung des Keimes der Schachtelhalme« (Jahrb. f. wiss. Bot. XI) ist durch ein Versehen bei der Correctur in Fig. 6b auf Taf. XXXVII die Basalwand (daselbst mit I bezeichnet) unrichtig angegeben, ebenso auch die das hypobasale Glied bildende Wand h. Fig. 25, XI giebt die erforderliche Berichtigung.

Der dritte dieser Octanten, welcher von dem Stammoctanten durch die Medianwand getrennt ist (Fig. 26, I, II, V), erzeugt den zweiten Cotyledo, welchen ich dem zweiten Keimblatt von *Marsilia* morphologisch gleich erachte.

Erst nach Vollendung des zweiten oder dritten Umlaufes der Anticlinen (gemäss der früheren Beziehungsweise also nach der zweiten oder dritten Segmentirung) scheint das bisher sehr träge und langsame Wachsthum des zweiten Cotyledo eine Beschleunigung zu erfahren. Um diese Zeit findet auch die Anlage des ersten Blattes (nach der früheren Bezeichnungsweise des dritten Blattes) statt, welches wie alle späteren Blattbildungen aus dem Stamme hervorgeht. Durch abwechselnd anticline und pericline Wandrichtungen wachsen die beiden Cotyledonen nebst dem ersten Blatte (nach der früheren Beziehungsweise also die drei ersten Blätter) gemeinschaftlich zu dem ersten Ringwall heran (Fig. 26, IX und X), der schliesslich den kegelförmigen Stamm scheidenartig umgiebt (Fig. 27.) Weiterhin wächst der erste Ringwall deutlich in drei, seiner Entstehung entsprechende Zipfel aus, welche jedoch oft erst dann hervortreten, wenn bereits der zweite Ringwall an dem Stamme zur Anlage gelangt ist.

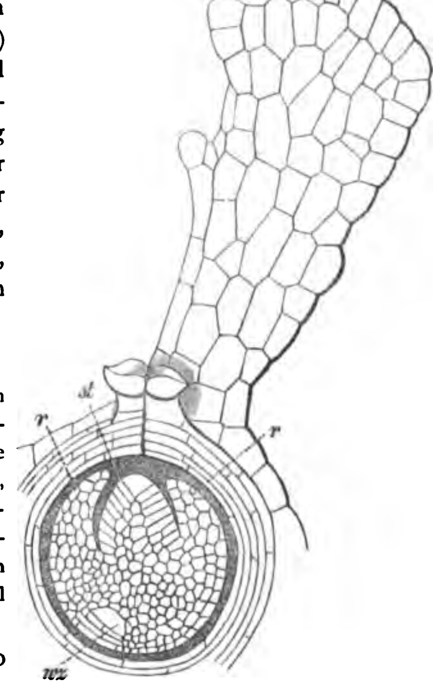


Fig. 27.

Embryo von *Equisetum arvense*, noch im Archegonium; Längsschnitt senkrecht zur Prothalliumfläche und parallel zur Wachsthumsaxe des Embryo. st der bereits kegelförmige Stamm, rr der Ringwall im Längsschnitt, wz die erste Wurzel. Der mitgezeichnete sterile Spross des Prothalliums ist vom Schnitt nicht getroffen worden und hat sich im Präparat flach gelegt. — 98 mal vergrössert.

Die hypobasale Hälfte des Embryo stimmt in ihrer Entwicklung fast vollständig mit der der Filicineen überein. Auch hier erzeugen zwei auf einer und derselben Seite der Transversalwand liegende Octanten gemeinsam den Fuss und bilden sich auch im Weiteren gleichmässig aus. Die beiden anderen Octanten dagegen, welche ihrer terrestrischen Lage nach unter den den ersten Cotyledo bildenden zwei Octanten liegen, von den letzteren also nur durch die Basalwand getrennt sind (Fig. 26, V und VI), entwickeln sich bereits von Anfang an

sehr verschieden. Der eine von ihnen, auch hier der dem Stammoctanten polar entgegengesetzte, erzeugt die erste Wurzel und erfährt dabei eine bedeutendere Volumenzunahme als sein Nachbar (Fig. 26, V und VI), der im weiteren Verlaufe mehr oder weniger unterdrückt wird. In dem die Wurzel ausbildenden Octanten wird zunächst das hypobasale Glied (Fig. 26, V und VI, h—b) abgeschieden, worauf ebenso wie bei den Filicineen durch eine der Transversalwand parallele, zur Medianwand aber und zur unteren Wand des epibasalen Gliedes senkrechte Wand die Mutterzelle der ersten Wurzel ausgebildet wird. In dieser wird darauf durch eine Pericline die Mutterzelle der Wurzelhaube von der Mutterzelle des Wurzelkörpers abgeschieden, welche sich auch hier stets durch ihre bedeutendere Grösse vor den übrigen Zellen auszeichnet. Das weitere Wachsthum der ersten Wurzel entspricht vollständig dem der Wurzel der erwachsenen Pflanze.

Der Untersuchung über die Entwicklung des Keimes der Schachtelhalme (Jahrb. f. wiss. Bot. XI) hatte ich eine Auffassung zu Grunde gelegt, welche von der im Vorhergehenden erörterten durchaus verschieden ist, und sich im Wesentlichen der von Pringsheim (Zur Morphologie der *Salvinia*) und Hanstein (Die Befruchtung und Entwicklung der Gattung *Marsilia*) gegebenen anschloss. Ich betrachtete die ganze epibasale Hälfte des Embryo als die Urmutterzelle des Stammes und demnach die durch die ersten Theilungen abgetrennten Mutterzellen der ersten Blätter als das Resultat der ersten Segmentirung der Stammscheitelzelle. In gleicher Weise wurde auch die gesammte hypobasale Hälfte als die Urmutterzelle der Wurzel angesehen, in welcher die Transversalwand (früher mit »Quadrantenwand« bezeichnet) die erste Theilungswand der ersten Wurzelzelle darstellt.

Hiernach müsste also das erste Blatt als ein Differenzirungsprodukt des Stammes, als eine Seitensprossung betrachtet werden. Nach der jetzt gewonnenen Auffassungsweise dagegen tritt das erste Blatt als ein vom Stamme unabhängig gebildetes und demselben in der Anlage zum mindesten gleichwerthiges Organ hervor, da von den vier Octanten der epibasalen Hälfte zwei die Ausbildung des ersten Blattes, der dritte die des Stammes und der vierte die des zweiten Blattes übernehmen. Die beiden ersten Blätter von *Equisetum* haben somit einen anderen morphologischen Werth, als alle übrigen, später zur Anlage gelangenden, welche sämmtlich als Seitensprossungen des Stammes zu bezeichnen sind.

Mit Bezug hierauf erscheint es auch geeigneter, für die ersten Keimblätter den bei den Phanerogamen gebräuchlichen Namen »Cotyledo« einzuführen, wie dies bereits von Leitgeb für die Filicineen vorgeschlagen und auch im Vorhergehenden fast durchweg schon geschehen ist. Die bisher übliche Bezeichnung »erstes, zweites Blatt« würde die morphologische Gleichwerthigkeit der beiden Cotyledonen mit den späteren Blättern involviren und die genetischen Beziehungen derselben unbeachtet lassen. Es ist somit bei den Equiseten das »erste« Blatt erst dasjenige, welches bisher als drittes Blatt bezeichnet wurde.

In analoger Weise, wie die epibasale Hälfte als Urmutterzelle des Stammes, wurde die hypobasale Hälfte früher von mir als Urmutterzelle der Wurzel aufgefasst. Jedoch auch hier stellte es sich heraus, dass von den vier Octanten dieser Embryohälfte nur einer die Anlage der Wurzel übernimmt, die zwei durch die Transversalwand von ihm getrennten Octanten sich gemeinsam zum Fuss ausbilden, und der vierte, der mehr oder weniger unterdrückte (Fig. 26, V) ebenfalls sich an der weiteren Entwicklung des Fusses betheiligt. Der Fuss gelangt

jedoch hier nie zu der Ausbildung, wie bei den Filicineen, obgleich die Wurzel, wie es scheint erst verhältnissmässig sehr spät in das Substrat eindringt, um der jungen Pflanze die nöthige Nahrung zuzuführen.

Der Embryo der Selaginellen. — Die Entwicklung des Embryo von *Selaginella*, über welche wir besonders durch PFEFFER (Die Entwicklung des Keimes der Gattung *Selaginella*) näher unterrichtet worden sind, weicht mehrfach von der der Farne und Schachtelhalme ab. Die Basalwand verläuft zwar wie bei den Equiseten annähernd senkrecht zur Archegoniumaxe, die dadurch abgetrennte hypobasale Embryohälfte ist aber der Archegoniummündung zugewendet und wird zum Embryoträger (Fig. 28, e' und 29, A und B), während die epibasale Hälfte wie bei den übrigen bisher behandelten Gefässkryptogamen den Stamm und den (ersten) Cotyledo erzeugt. Der Embryoträger gelangt nur zu einer sehr rudimentären Ausbildung und erfährt ausser einem anfangs allerdings ziemlich beträchtlichen Längenwachsthum nur einige Quertheilungen; es scheint, als ob die hypobasale Hälfte kaum in den ersten Stadien der Embryoentwicklung die ihr sonst in so hohem Grade zukommende physiologische Bedeutung der Ernährung des jungen Embryo gewönne.

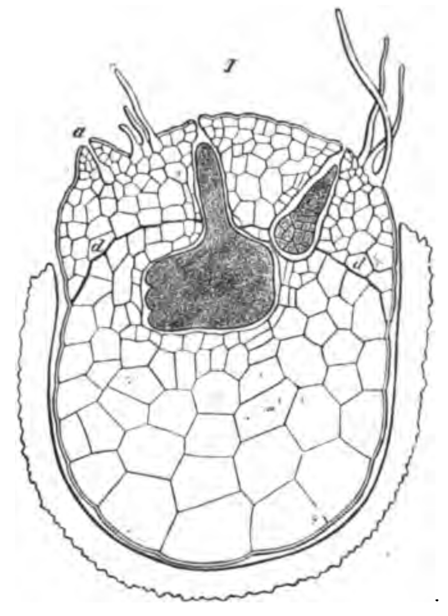


Fig. 28.

Längsschnitt einer keimenden Makrospore von *Selaginella Martensii*, in welcher bereits zwei Embryonen in der Entwicklung begriffen sind. Die Trennung des Prothalliums von dem Endosperm, sowie das Diaphragma (dd) ist auch hier noch deutlich erkennbar (Vergl. Fig. 20). e' in dem jüngeren Embryo der Embryoträger, e ein weiter ausgebildeter Embryo; a ein unbefruchtet gebliebenes Archegonium. 165 mal vergr. — Nach PFEFFER.

Durch die Längsstreckung des Embryoträgers, und die Breitenausdehnung der anderen Embryohälfte wird zunächst der Bauch und der Halskanal des Archegoniums wie durch einen Keil ein wenig auseinander getrieben (Fig. 28). Durch weitere Streckungen des Embryoträgers aber wird die epibasale Hälfte durch die Wandung des Archegoniums hindurch, desgleichen auch durch das Prothallium und das Diaphragma hindurch in das Endosperm hineingeführt (Fig. 28). Der Embryoträger theilt sich bereits während dieser Vorgänge durch einige Querwände, und auch in der epibasalen Embryohälfte erfolgen nun schon die ersten Theilungen, welche mit dem Ansetzen der Transversalwand (Fig. 29, II) beginnen. Die darauf stattfindenden Theilungen (Fig. 29, III) führen nach den PFEFFER'schen Mittheilungen nicht zu der Bildung von Octanten, sondern setzen an die »Transversalwand« (auf Fig. 29 durchweg mit II bezeichnet) senkrecht an und verlaufen annähernd parallel der Basalwand (hier stets mit I bezeichnet) in seichtem Bogen zur Peripherie. Diese Theilungswände (auf Fig. 29, B nur auf einer Seite der Transversalwand [II] näher mit »III« bezeichnet) führen also in ganz analoger Weise wie bei den Filicineen und Equisetinen die Bildung des

epibasalen Gliedes herbei. Auf dem der Basalwand abgewendeten Theile des Embryo dagegen wird dadurch gleichzeitig die Mutterzelle des Stammes und die des (ersten) Cotyledo herausgeschnitten. Diese beiden Zellen werden nach innen zu durch je zwei anticline Theilungswände begrenzt, denen an der Spitze des Organs auch zunächst im weiteren Wachsthum nur solche, nach rechts und links abwechselnd folgen.

Dass diese, in gewissem Sinne sich stetig verjüngende Zelle als »Scheitelzelle« allgemein bezeichnet wird, mag hier nur deswegen hinzugefügt werden, weil die Form derselben zu der Bezeichnung der »zweischneidigen Scheitelzelle« Veranlassung geworden ist. Die Bezeichnungen »Segmente« und »Segmentirung« haben hier natürlich dieselbe, resp. die analoge Bedeutung, wie bei der dreiseitigen Segmentirung.

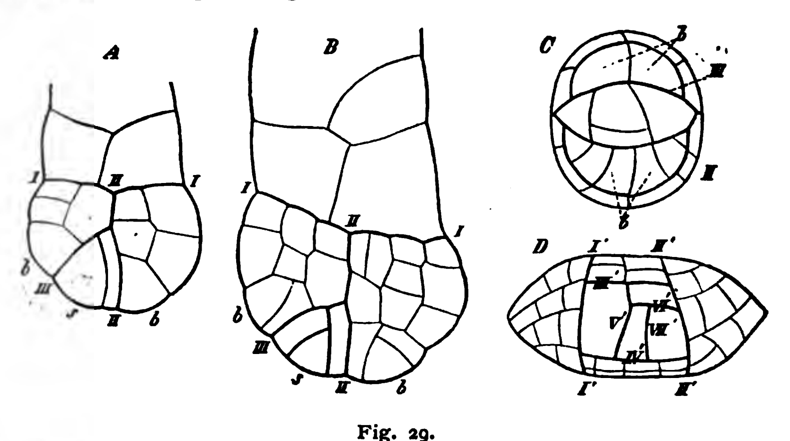


Fig. 29.

Die Entwicklung des Embryo von *Selaginella Martensii.* A und B optische Längsschnitte, I die Basalwand, II die Transversalwand, s der Stamm, b die beiden Cotyledonen. C Scheitelansicht von A. D Scheitelansicht eines weiter vorgeschrittenen Embryo, die Anlage der ersten Gabelung darstellend; I', II', III', IV', V', VI', VII' die dabei aufeinanderfolgenden Theilungswände. Nach PFEFFER. — 510 mal vergr.

Das zweite Keimblatt soll nach PFEFFER aus dem an den Stamm angrenzenden Theile des epibasalen Gliedes entstehen, so dass nun die Mutterzelle des Stammes zu beiden Seiten von den Mutterzellen der beiden ersten Keimblätter begrenzt werden würde, welche beide mit einer gleichen Form auch ein weiteres gleiches Wachsthum verbinden. Die Entstehung des zweiten Keimblattes aus dem epibasalen Gliede entbehrt jedoch, wie auch VOUK bemerkt, jeglicher Analogie in dem Gebiete der Gefässkryptogamen. Es ist mir daher für diesen Punkt ebenso wie bezüglich der fehlgeschlagenen Octantenbildung ausserordentlich wahrscheinlich, dass wiederholte Untersuchungen der Embryonen von *Selaginella* eine grössere Uebereinstimmung mit den übrigen Gefässkryptogamen nachweisen werden. Die PFEFFER'schen Figuren selbst geben schon einigen Anhalt für die Annahme, dass auch hier in der epibasalen Hälfte wenigstens die Bildung von Octanten der Organanlage vorausgehe. Dafür spricht insbesondere auch die mit den Filicineen völlig übereinstimmende Differenzirung des epibasalen Gliedes (man vergl. auch S. 215); die auf den PFEFFER'schen Figuren (Fig. 30) mit I bezeichnete, zur Transversalwand (II) senkrecht verlaufende Theilungswand kann nur als die »Medianwand« aufgefasst werden. Die Bildung der Octanten in der epibasalen Hälfte kann sonach schon heute nicht mehr in Zweifel gezogen werden. Ob jedoch das zweite Keimblatt, welches sicherlich nicht aus dem epibasalen

Gliede hervorgeht, ein Gebilde des Stammoctanten ist, wie bei *Ceratopteris*, oder ob es auf einen selbständigen Octanten zurückzuführen ist, wie bei *Marsilia*, lässt sich heute noch nicht entscheiden. Jedoch möchte ich die Beobachtung PFEFFER's, der einmal einen tricotylen Embryo fand, so deuten, dass hier eine ähnliche Entwicklung stattgefunden habe, wie bei *Equisetum*, wo auch bald nach der Anlage der beiden Cotyledonen die des ersten Blattes erfolgt. Ich fasse daher das zweite Keimblatt von *Selaginella* ebenfalls als »Cotyledo« auf und werde daher im Nachfolgenden die bisherige Bezeichnungsweise »zweites« Keimblatt beibehalten.

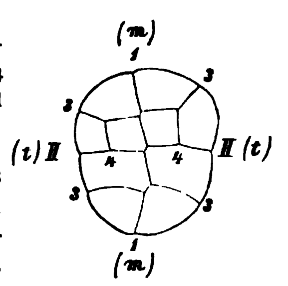


Fig. 30.

Querschnitt durch das epibasale Glied von *Selaginella Martensii*. — II (t) dieTransversalwand, 1 (m) die Medianwand, 3 und 4 die succedan darauf folgenden Wände. Nach PFEFFER. — 510mal vergrössert.

Die Gewebedifferenzirung des epibasalen Gliedes geschieht in analoger Weise wie bei den Filicineen. Auch hier geht aus einem dem Grundquadrate der Moose vergleichbaren Zellcomplex (Fig. 30.) das axile Stranggewebe hervor. Die dasselbe umgebenden Zellen werden jedoch nur in den beiden den Cotyledo erzeugenden Octanten sämmtlich zur Bildung des Rindengewebes verwendet (wie bei den Filicineen), in den beiden anderen Octanten nur zur Hälfte; sie dienen dort dem Fusse und der ersten Wurzel zur Bildungsstätte. Die an das zweite Keimblatt angrenzenden Zellen erzeugen dort den Fuss, die zwischen diesem und dem Embryoträger liegenden Zellen die erste Wurzel.

Die zum Fuss werdenden Zellen zerfallen durch pericline Theilungen der inneren Zellen in drei oder vier Schichten, Theilungen, welche sich aber auch bald bis an den Embryoträger und das zweite Keimblatt fortsetzen. Durch die allseitige, gewaltige Ausdehnung der Zellen des Fusses wird der unter dem Cotyledo liegende Theil des epibasalen Gliedes, welcher sich selbst nicht krümmt, zur Seite gedrängt, der Art, dass dasselbe um die peripherische Begrenzung der Basalwand gleichsam als Angelpunkt herumgeführt wird. Der stets nur wenig von einem gestreckten abweichende Winkel, welchen die Längsaxe des Embryoträgers und die der epibasalen Hälfte mit einander bilden, wird hierbei immer kleiner, endlich ein rechter und bei den meisten Embryonen sogar ein spitzer Winkel. In den meisten Fällen ist die Verschiebung eine solche, dass alle Organe des Embryo (auch die Wurzel) eine gemeinschaftliche Medianebene besitzen.

Die erste Wurzel ensteht aus den schon oben näher bezeichneten Zellen des epibasalen Gliedes; ihre Anlage beginnt mit der Bildung der ersten Kappenschicht der Wurzelhaube, welche aus oberflächlichen Zellen hervorgeht, worauf erst eine der nächst inneren Schicht angehörige, zuvor durch nichts ausgezeichnete Zelle zur Mutterzelle des Wurzelkörpers wird. Indem damit der Wachsthumsmodus der Wurzel der erwachsenen Pflanze eingeleitet wird, welcher mit dem der Schachtelhalm- und Farnwurzel im Wesentlichen übereinstimmt, werden auch alle späteren Kappenschichten wie bei der erwachsenen Pflanze von dem Wurzelkörper erzeugt und von dem letzteren durch pericline Theilungswände abgeschieden, worüber man das Nähere im folgenden Kapitel

vergleichen wolle. — Kurz bevor jedoch die Mutterzelle des Wurzelkörpers als solche hervorgetreten ist, findet nach PFEFFER die Anlage eines zum axilen Strange verlaufenden Verbindungsstranges statt, der in der ersten Entwicklung äusserlich durch die schmalen, längsgestreckten Zellen leicht kenntlich ist.

Die erste Wurzel von *Selaginella* ist somit ihrer Anlage nach nicht mit der ersten Wurzel der Farne und Schachtelhalme zu vergleichen; sie ist eine aus dem inneren Gewebe der jungen, noch embryonalen Pflanze hervorgegangene, also eine endogen angelegte Seitenwurzel.

Höchst eigenthümlich gestaltet sich die Zellenanordnung am fortwachsenden Stammscheitel des Embryo, an dessen Spitze, wie bereits erwähnt, zuerst eine nach innen von zwei einander gegenüberliegenden Anticlinen begrenzte Zelle (eine zweischneidige Scheitelzelle) hervortritt (Fig. 29). Bald nach der Anlage der Keimblätter findet aber in dieser Zelle die Bildung eines zweiten Anticlinenpaares statt, welches rechtwinkelig zum ersten ansetzt, so dass eine nach innen von vier anticlinen Theilungswänden begrenzte, keilförmig zugeschärfte Zelle am Scheitel des Stammes entsteht, welche an der Aussenfläche vierseitig erscheint (Fig. 29, C und D). Die nach unten abgeschnittenen Zellen (Segmente) folgen demnach nicht mehr spiralig, wie bei den Equiseten und Farnen, sondern decussirt; die dadurch entstandenen Zellpaare kreuzen sich also unter einem rechten Winkel und bereits das erste Paar ist in gleicher Weise gegen die beiden Keimblätter gerichtet (Fig. 29, C).

Sehr bald jedoch ändert sich auch dieses in der oben dargestellten Zellenanordnung zum Ausdruck gekommene Wachsthum und schon nach wenigen derartigen Theilungsvorgängen schickt sich der Stamm zur Dichotomirung an. Die von den Wänden I' und II', und III' und IV' (Fig. 29, D) begrenzte, apical gelegene vierseitige Zelle wird durch die anticline Wand V' in zwei vierseitige Zellen zerlegt, von denen, wie die Figur zeigt, nur eine derselben weitere Theilungen erfährt, nämlich durch die aufeinanderfolgenden anticlinen Zellwände, VI' und VII''. Die dadurch entstandene, von den Wänden II', IV', VI' und VII' begrenzte Zelle sowol, wie die von den Wänden I', III', IV' und V' begrenzte vierseitige Zelle setzt aber die ursprüngliche Wachsthumsrichtung nicht fort, sondern eine jede derselben bildet einen eigenen Gabelspross. Die Dichotomirung (Gabelung) erfolgt also unmittelbar über der Anlage der Cotyledonen, und die Mutterzellen der Gabelsprosse sind nun derart orientirt, dass eine dieselben durchschneidende Längsebene senkrecht steht auf der gemeinschaftlichen Medianebene der beiden Keimblätter und der ursprünglichen Mutterzelle des Stammes. An dem fortwachsenden Scheitel eines jeden dieser Gabelsprosse findet jedoch in einer bis jetzt unbekannten Weise wiederum eine Aenderung der Zellenanordnung statt, derzufolge die am Scheitel befindliche Zelle wieder nur von zwei einander gegenüberliegenden Anticlinen begrenzt erscheint, welche den anticlinen Seitenwänden der ursprünglichen Mutterzelle des Stammes parallel verlaufen. Diese relative Lage wird aber späterhin in Folge einer in den Internodien der Gabelsprosse stattfindenden Drehung verändert. Am Grunde der beiden Keimblätter bildet sich wie bei allen späteren Blättern (der Selaginellen und Isoëten) ein an der Spitze dünnhäutiges Gebilde aus, die Ligula (von HOFMEISTER mit Nebenblatt bezeichnet), welche an der Basis meist zu einem vielzelligen Gewebekörper anschwillt.

Die Anlage aller Organe und die Dichotomirung des Stammes findet immer vor dem Hervorbrechen des Embryo statt, welcher zu allen Zeiten lose in dem die

Spore erfüllenden Gewebe liegt. Das Hervorbrechen des Embryo wird besonders durch die Längsdehnung der Zellen des epibasalen Gliedes und der Wurzel veranlasst. Durch den eingeschlossen bleibenden Fuss werden dem Embryo die in der Spore aufgespeicherten Reservestoffe, namentlich aus Fett bestehend, zugeführt; Stärke wird dabei nicht gebildet.

Der Embryo von *Isoëtes*. — Die Entwicklung des Embryo von *Isoëtes* ist nur sehr unvollständig bekannt. Die Basalwand, welche annähernd senkrecht zur Archegoniumaxe verläuft, trennt zwar hier ebenfalls eine epibasale und eine hypobasale Hälfte ab; die epibasale ist jedoch hier (im Gegensatz zu den Selaginellen) dem Archegoniumhalse zugewendet. Von den einzelnen Organen ist der Cotyledo sehr früh zu erkennen durch das Hervortreten des Ligulargebildes, einer sich trichomartig hervorwölbenden Zelle, unter deren Basis der Vegetationskegel des Stammes seine Entstehung findet. Vorher jedoch wird der Fuss angelegt, der nur eine seitliche Protuberanz der hypobasalen Embryohälfte ist, wol aber in ähnlicher Weise wie bei *Selaginella* durch eine gesteigerte Volumenzunahme und Theilung seiner Zellen eine Verschiebung des epibasalen Gliedes bedingt. Erst später findet die erste Wurzel, welche ihrer axilen Lage nach als Hauptwurzel bezeichnet wird, aus den äussersten Zellen des hypobasalen Gliedes, also exogen ihre Entstehung.

Der Entwicklungsgang des Embryo von *Isoëtes* ist bis jetzt kaum lückenlos verfolgt worden, die bis jetzt vorhandenen Mittheilungen sind von HOFMEISTER (Königl. Sächs. Gesellsch. d. Wiss. 1852) und in neuerer Zeit von BRUCHMANN (Ueber Anlage und Wachsthum der Wurzeln von *Isoëtes* und *Lycopodium*, 1874), dessen Untersuchungsmaterial leider nicht für die Beobachtungen der ersten Wachsthumserscheinungen ausreichte.

III. Der genetische Zusammenhang mit den niederen Kryptogamen.

Bei einer Vergleichung mit den Embryonen der Lebermoose, deren Entwicklungsgeschichte durch die Untersuchungen von LEITGEB und KIENITZ-GERLOFF festgestellt worden ist, ergeben sich aber (mit Ausnahme der Riccieen), bedeutsame Homologieen. Auch hier wird durch die erste Theilungswand des Embryo die die Kapsel bildende Hälfte von der den Fuss bildenden abgetrennt, d. h. die Basalwand hat schon hier die Bedeutung, welche bei den Gefässkryptogamen in nunmehr unverkennbarer Weise ausgedrückt ist; sie trennt die epibasale (kapselbildende) von der hypobasalen (fussbildenden) Embryohälfte.

Die epibasale Hälfte zerfällt hier ebenfalls in vier, den oberen Octanten der Gefässkryptogamen vergleichbare Zellen, welche gemeinsam das Sporogonium ausbilden und bis zur endlichen Reife desselben eine vollständig gleichmässige Entwicklung beibehalten.

Auch die gesammte hypobasale Hälfte bildet sich gleichmässig aus; sie erzeugt den Fuss, der hier dieselbe physiologische Bedeutung hat, wie bei den Gefässkryptogamen, d. h. die eines Saugorganes, um dem heranwachsenden Embryo die für denselben nöthige Nahrung zuzuführen.

Hieraus ergiebt sich aber, dass der Fuss nur aus der der Mutterpflanze zugewendeten Embryohälfte entstehen kann, die terrestrische Lage also bei seiner Anlage nicht in Betracht kommt. Somit ist es also auch erklärlich, dass die hypobasale Embryohälfte der Lebermoose bei den einzelnen Abtheilungen derselben verschieden orientirt sein kann, bei den Anthoceroteen und Jungermannieen beispielsweise geotrop, bei den Marchantiaceen heliotrop. Die nutritive

Bedeutung des Fusses für die Anlage der Organe wurde auch bereits bei der Besprechung der Embryonen von *Marsilia* hervorgehoben. (S. 214).

So lange demnach der Fuss nicht zur Differenzirung der Wurzel gelangt ist, werden die weiter oben gegebenen Erörterungen über den Einfluss der Schwerkraft auf die Lage der Basalwand nicht anwendbar sein. Zudem ist hierbei in Erwägung zu ziehen, dass bei den Polypodiaceen, Marsiliaceen und Equisetaceen der Fuss stets aus den beiden oberen Octanten der hypobasalen Embryohälfte seinen Ursprung nimmt, also auch dort nicht einen absolut positiv geotropen Charakter trägt.

Der tiefgreifendste Unterschied zwischen epibasaler und hypobasaler Embryohälfte tritt unter allen Lebermoosen bei den Anthoceroteen hervor (Leitgeb, Die Entwicklung der Kapsel von *Anthoceros*). Während jedoch bei *Anthoceros* der Fuss nur mehr oder weniger bedeutende Anschwellungen zeigt, erfährt derselbe bei *Notothylas* schon einige weitergehende Differenzirungen, indem dort seine peripherischen Zellen zu langen, rhizoïdenähnlichen Schläuchen heranwachsen, welche in das umgebende Gewebe eindringen. War hiermit der erste Schritt zur Differenzirung der Wurzel gethan, so leuchtet ein, dass ein weiterer folgen musste, als die epibasale Hälfte sich vegetativ weiter entwickelte, nicht also bloss mit der unmittelbaren Erzeugung der Sporen abschloss. Die von der Mutterpflanze erhaltene Nahrung konnte für eine weitere Entwicklung nicht mehr ausreichen, von dem Fusse sonderte sich daher ein Saugorgan ab, welches im Stande war, von aussen her Nahrung aufzunehmen, es erfolgte die Differenzirung der Wurzel.

Die vegetative Entwicklung der epibasalen Hälfte konnte jedoch gemäss der Entwicklung des Embryo nur nach vollendeter Bildung der vier Octanten dieser Embryohälfte erfolgen, und zwar dadurch, dass dieselben die bei den Lebermoosen bis zur Reife des Sporogoniums bewährte Gleichmässigkeit der Entwicklung aufgaben

Dabei wurden zwei benachbarte Octanten, also eine ganze Hälfte der Lebermooskapsel zum Cotyledo, während die beiden anderen Octanten die Ausbildung des Stammes und resp. des zweiten Cotyledo übernahmen.

Andererseits aber ergiebt sich hieraus auch, dass die von Leitgeb zuerst (Zur Embryologie der Farne) ausgesprochene Ansicht, dass die Embryonen bis zur Vollendung der Octanten als Thallome aufzufassen sind, die einzige unserer heutigen Kenntniss entsprechende ist, und es leuchtet nun auch ein, dass der Cotyledo (resp. auch der zweite Cotyledo, der Equisetinen und Filicinen eine durchaus andere morphologische und phylogenetische Bedeutung hat, als die Blätter der erwachsenen Pflanze.

Es geht somit aus den Vorhergehenden hervor, dass man nach dem gegenwärtigen Standpunkt unserer embryologischen Kenntnisse sich den Embryo der Farne und Equiseten aus solchen lebermoosähnlichen Formen hervorgegangen deuten kann, bei welchen die allmähliche Differenzirung der beiden Embryohälften in der oben besprochenen Weise vor sich gegangen ist.

Als direkter Vorläufer dieses Lebermoostypus würde dann vielleicht der Riccieentypus aufzufassen sein, wo der gesammte Embryo zur Kapsel wird, die physiologische Differenzirung einer epibasalen und einer hypobasalen Embryohälfte also nicht eintritt. Somit wäre aber auch, wie schon Vouk ganz richtig hervorhebt, der Anschluss an die Coleochaeten-Carposporen gegeben, welche sich im Wesentlichen nur dadurch von dem Sporangium der Riccieen unterscheiden

würden, dass bei ihnen die Differenzirung in ein steriles äusseres und ein fertiles inneres Gewebe noch nicht erfolgt ist, während bei den Riccieen der Unterschied zwischen Kapselwand und Sporenraum bereits deutlich hervortritt.

Die Laubmoose dagegen würden in der von den Lebermoosen aufsteigenden Entwicklungsreihe sich leicht auf die letzteren zurückführen lassen, da nach den neueren vergleichenden Untersuchungen, insbesondere denen von KIENITZ-GERLOFF (Bot. Ztg. 1876 und 1878) die Laubmooskapsel genetisch nur einer Längshälfte der Lebermooskapsel entspricht. Von den 4 Octanten der epibasalen Embryohälfte, welche bei den Lebermoosen die Kapsel erzeugen, werden für die Entwicklung der Laubmooskapsel nur zwei zu einer Seite der Transversalwand liegendė verwendet, während die beiden anderen vollständig unterdrückt werden.

IV. Die Erscheinung des Zeugungsverlustes (Apogamie) der Gefässkryptogamen.

Nachdem man bis vor wenigen Jahren für die Gefässkryptogamen ganz allgemein angenommen hatte, dass ihre Reproduction nur auf dem Wege des sexuellen Prozesses vor sich gehen könne, fand FARLOW (man vergl. Bot. Ztg. 1874 No. 12 und Quarterley Journal of microscopical science, 1874), dass aus Prothallien von *Pteris cretica* ganz direkt Laubknospen entstehen können, welche zu beblätterten Stöcken heranzuwachsen im Stande sind, diese sich aber nicht auf eine durch Befruchtung hervorgebrachte embryonale Bildung zurückführen lassen. FARLOW's Untersuchungen, welche im Strassburger Laboratorium angestellt worden waren, sind neuerdings von DE BARY selbst wesentlich erweitert worden und durch die Erledigung der entwicklungsgeschichtlichen und anderer daran sich knüpfender Fragen zu einem Abschluss gebracht worden (Bot. Ztg. 1878). Die weit ausgedehnten Untersuchungen ergaben dabei, dass die Entwicklung der jungen Pflanzen von *Pteris cretica* sowol, als auch die von *Aspidium filix mas* var. *cristatum* und *Aspidium falcatum* nie den regulären Gang nahm, sondern dass an Stelle desselben stets die oben hervorgehobene ungeschlechtliche Sprossung eintrat. Auch bei den Prothallien von *Todea africana* fand ich eine im Wesentlichen gleiche ungeschlechtliche Sprossung. Im Nachfolgenden sei jedoch zunächst auf die Untersuchungen DE BARY's über *Pteris cretica* Bezug genommen, da über diese Art die vollständigsten Mittheilungen vorliegen und daher die Erörterung der anderen Formen sich hieran leicht anschliessen lässt.

1. *Pteris cretica.* Wenn die meristischen Prothallien ungefähr bis zu jenem Entwicklungsstadium gelangt sind, bei welchem sonst die Polypodiaceen-Prothallien zur Anlage der Archegonien schreiten — also etwa bis zur Ausbildung der herzförmigen Gestalt —, wölbt sich aus dem Gewebspolster auf der Unterseite des Prothalliums, in einiger Entfernung vom Scheitel eine Protuberanz hervor, welche sich höckerartig zuspitzt und im weiteren Verlaufe zu einem Blatte ausbildet. Dieser Blatthöcker geht aus einer Gruppe von 3—4 Zellen hervor, welche etwa der dritten und vierten aus der marginalen Meristemreihe des Prothalliums direkt hervorgegangenen Querreihe angehören. Die Entwicklung des Blattes erfolgt dabei nicht in der Weise wie bei dem Cotyledo, sondern wie bei den späteren Blättern einer jungen Farnpflanze, und es wächst daher die Spitze des Höckers nach dem allgemeinen Wachsthumsmodus des Farnblattes (man vergl. weiter unten den betr. Passus) zu einem gestielten Blatte heran. Bei der Entwicklung ist die Oberseite des Blattes der Prothalliumfläche zugekehrt, die auswachsende Spitze gegen diese eingekrümmt.

Nahe der Blattbasis, aber an nicht ganz genau bestimmtem morphologischen Orte entwickelt sich der Stammscheitel, unter welchem sich bald die Anlage des zweiten Blattes bildet, von der Insertion des ersten um etwa $\frac{1}{3}$ oder $\frac{3}{8}$ des Stammumfanges entfernt. Auch die Entwicklung des zweiten Blattes ist die für die Farnblätter typische, und das Gleiche gilt für die nun fernerhin hinzukommenden neuen Blätter, welche auf dem erstarkenden Stamme successive die für die erwachsene Pflanze charakteristische Gestalt und Grösse annehmen. Etwa das vierte oder fünfte Blatt gleicht schon einem kleinen dreitheiligen sterilen Blatte der erwachsenen Pflanze.

Die Gewebedifferenzirung des ersten Blattes ist eine sehr wenig complicirte. Die Mediane des Blattstiels wird von einem dünnen Gefässbündel durchzogen, welches sich in der Blattfläche verzweigt. Nach dem Prothallium hin erstreckt sich dasselbe oft bis in die Mitte des Gewebspolsters und besteht daselbst aus einer Gruppe kurzer, spindelförmiger, unregelmässig neben einander liegender, quermaschiger Netztracheïden. Es ist dies der erstgebildete Theil des Bündels, an welchen sich die successive gestreckteren gleichnamigen Elemente des Blattstieles anschliessen.

Nach den früheren Mittheilungen von FARLOW bestand das erste Anzeichen dieser ungeschlechtlichen Sprossungen in dem Auftreten von Tracheïden in dem Gewebepolster des Prothalliums. Auch nach den Beobachtungen DE BARY's treten die Tracheïden oft schon sehr früh auf, immer jedoch erst dann, wenn der Blatthöcker, und sei es auch nur mit wenigen Zellen, zur Anlage gelangt ist.

Die erste Wurzel entsteht nahe der Insertion des ersten Blattes im Innern des Gewebes, an der der Rückenfläche des Blattes zugekehrten Seite; sie wird meist in der Blattbasis selbst angelegt, doch kann sie auch in dem Prothallium unterhalb der Blattinsertion auftreten, wenn ein Gefässbündel bis dahin reicht. In jedem Falle also ist ihre Entfaltung eine endogene, wie die aller folgenden Wurzeln, welche ebenfalls an der Basis der successiven späteren Blätter angelegt werden. Auch in dem Wachsthumsmodus weicht weder die erste Wurzel noch eine der späteren von dem der typischen Farnwurzel ab. (Man vergl. den Passus über die Entwicklung der Wurzel).

Es tritt somit aus dem Prothallium ein beblätterter Spross hervor, welcher sich sofort zu einer durchaus typisch gegliederten Farnpflanze entwickelt. Von seinem zweiten oder dritten Lebensjahre an erzeugt derselbe bereits Sporangien und Sporen.

Wie bei der regulären Entwicklung der Farnembryonen tritt auch hier mit dem Beginn dieser Sprossungen eine sehr auffallende Verlangsamung in dem Wachsthum des gesammten Prothalliums selbst ein. Die Zellen des Meristems verlieren dabei ihre meristischen Eigenschaften und werden den chlorophyllreichen des übrigen Prothalliums gleich.

Ausser dem im Vorhergehenden dargestellten Entwicklungsgange der ungeschlechtlichen Sprossung — von DE BARY als die primäre normale bezeichnet — führt DE BARY noch folgende Modificationen auf: 1. Statt des einen ersten Blattes stehen zwei, annähernd gleichzeitig entstandene neben einander auf der Prothalliumfläche. 2. Statt einer Wurzel an der Basis des ersten Blattes werden zwei entweder über oder neben einander gebildet. 3. Normale Entfaltung des ersten Blattes; neben der Mediane seiner Insertionsfläche aber jederseits ein Stammscheitel; beide mit symmetrisch gegen die Mediane eingekrümmten ersten, resp. zweiten Blatt. 4. Bildung des normalen Sprosses auf der Unterseite des Prothalliums, und ihm gegenüber auf der Oberseite ein zweiter, zur Oberseite normal, mit Beziehung auf den der Unterseite aber umgekehrt orientirter. 5. Normale Entfaltung des ersten Blattes, die erste Wurzel aber an der

Oberseite der Blattbasis hervorbrechend. An letzterer keine Spur eines Stammscheitels, ein solcher vielmehr mit schon angelegtem zweitem Blatte dem entfalteten ersten Blatte gegenüber an der Prothallium-Oberseite hervortretend.

Oft gelangt die Anlage einer der in Rede stehenden Sprossungen nicht zur Ausbildung, sondern schlägt fehl; das erste Wachsthum beginnt zwar mit der Blatthöckerbildung, dieselbe beibt aber bereits bei den ersten Anfängen stehen. Nichts desto weniger tritt in vielen Fällen auch hier eine Verlangsamung und theilweise Sistirung des Wachsthums des Prothalliums ein, wie bei der normalen Sprossung. Abweichend davon erfahren jedoch die axilen Zellen des Prothalliums hierbei eine erhebliche longitudinale Streckung, so dass ein Strang schmaler langer Zellen gebildet wird. In der Mitte desselben differenzirt sich nicht selten ein Gefässbündel von gleichem Bau wie die der normalen Sprossung. Aber nicht immer sistirt bei diesen Abortirungs-Erscheinungen das Meristem sogleich seine gesammte Thätigkeit, sondern es ändert nicht selten derart seine Wachsthumsrichtung, dass es mit vorwiegend acropetaler Streckung und Theilungsfolge zu einem mehrschichtigen Zapfen auswächst, welcher aus der Bucht des Prothalliums zwischen den beiden seitlichen Lappen desselben als schmaler conischer Mittellappen hervortritt. In diesen setzt sich oft das Gefässbündel fort, ohne jedoch je sein oberstes Ende zu erreichen. Diese Art der Sprossung ist aber für die Propagation der Pflanze mehr oder minder bedeutungslos, da derartige Prothallien mitunter gar keine weitere Wachsthumsfähigkeit besitzen und allmählich absterben.

Oft jedoch nehmen von diesen abortirenden Prothallien, sowie auch direkt von meristischen oder ameristischen Prothallien accessorische oder adventive Auszweigungen ihren Ursprung. Dieselben werden meist nach einiger Zeit selbständig, in gleicher Weise, wie es bereits oben für die Adventivbildungen der Farnprothallien beschrieben worden ist (S. 169). Die dadurch entstandenen secundären Prothallien, welche niemals Archegonien, wol aber Antheridien zu bilden vermögen, haben ebenfalls die Fähigkeit, die in Rede stehenden ungeschlechtlichen Sprossungen mit allen Variationen derselben zu erzeugen, wie die primären Prothallien.

Alle diese Modificationen der geschlechtslosen Entwicklung der Keimpflänzchen werden unterschiedslos von der grünen wie von der weissgestreiften Form (*f. albolineata*) von *Pteris cretica* hervorgebracht.

2. *Aspidium filix mas* var. *cristatum*, *Aspidium falcatum*, *Todea africana*. — Während *Aspidium filix mas L.* nur reguläre Prothallien entwickelt, bringt die Gartenvarietät desselben *A. filix mas* var. *cristatum* nur die ungeschlechtlichen Sprossungen hervor. Dieselben sind denen von *Pteris cretica* vollkommen analog und stimmen im Wesentlichen auch mit den Modificationen derselben überein; bei fehlgeschlagenen Prothallien scheint jedoch die Bildung eines Mittellappens nicht stattzufinden.

Auch bei *Aspidium falcatum* werden nur die ungeschlechtlichen Sprossungen entwickelt, welche ebenfalls denen von *Pteris cretica* gleichen. Auch hier entstehen dieselben sowol an ameristischen wie an meristischen Prothallien; fehlgeschlagene Prothallien von dem charakteristischen Bau wie bei den vorher beschriebenen Farnen werden jedoch hier nicht gebildet, sondern jedes Prothallium bildet einen ganz oder annähernd normalen Spross und stirbt dann langsam ab.

Bei *Todea africana* dagegen sind fehlgeschlagene Prothallien nicht selten und es entwickelt sich bei diesen sehr häufig ein gleicher conischer Mittellappen,

wie bei den abortirenden von *Pteris cretica*. Ueber die übrigen Modificationen der apogamen Erscheinungen fehlen noch genauere Untersuchungen.

Während jedoch die Prothallien aller Farne, an denen bisher Apogamie beobachtet worden ist, Antheridien mehr oder weniger häufig entwickeln, treten in der Fähigkeit, Archegonien zu erzeugen, wesentliche Verschiedenheiten bei den einzelnen Arten hervor. Bei *Todea* ist die Bildung von Archegonien sowol bei fehlgeschlagenen Prothallien, als auch bei solchen mit normaler Sprossbildung eine fast constante Erscheinung und es gelangen diese Organe hier auch nicht selten zu einer vollständigen Entwicklung, bis zum Oeffnen des Archegonienhalses. Ob jedoch eine Befruchtung möglich ist, habe ich an dem mir zugänglichen Material noch nicht feststellen können.

Unter den Polypodiaceen finden sich bei *Aspidium falcatum* die Archegonien relativ häufig und der Form nach vollständig entwickelt, aber hier sowol, wie bei *Todea* sterben sie mit dem Beginn der Sprossbildung ab. Bei *Pteris cretica* werden diese Organe höchst selten angelegt und gehen fast immer auf sehr früher Entwicklungsstufe zu Grunde; bei *Aspidium filix mas* var. *cristatum* sind dagegen auch die Anfänge der Archegonien noch nicht beobachtet worden.

Für eine Erklärung der Erscheinung des Zeugungsverlustes (Apogamie) bietet die besprochene Gartenform des *Aspidium filix mas* einige Anhaltspunkte; die Grundform besitzt die reguläre Entwicklung noch heute, bei der Gartenform ist sie dagegen verloren gegangen und dieser Zeugungsverlust hat, wie De Bary hervorhebt, in relativ neuer Zeit stattgefunden, nämlich mit der Differenzirung dieser Gartenform. Andererseits aber zeigt dieses Beispiel, dass die in Rede stehenden Erscheinungen der Apogamie ziemlich rasch und plötzlich, d. h. mit der Differenzirung einer Varietät eintreten können.

Die verschiedene Entwicklungsfähigkeit der Archegonien der apogamen Farne deutet aber darauf hin, dass der Zeugungsverlust bei den verschiedenen Formen gradweise abgestuft ist; von der völligen (oder bei *Todea* vielleicht nur theilweisen) Functionsunfähigkeit der Form nach völlig ausgebildeter Sexualorgane bis zum gänzlichen Ausbleiben ihrer ersten Anlage.

3. *Isoëtes*. Bei *Isoëtes lacustris* und *I. echinospora* treten, wie Goebel (Bot. Ztg. 1879 No. 1) neuerdings beobachtet hat, ebenfalls Erscheinungen der Apogamie hervor, welche sich jedoch von denen der Farne dadurch wesentlich unterscheiden, dass bei ihnen sogar das ganze die Sexualorgane erzeugende Glied des regulären Entwicklungsganges ausbleibt. Goebel fand nämlich Exemplare, welche weder Makro- noch Mikrosporangien besassen, sondern an derselben Stelle des Blattes, wo sonst die Sporangien sich bilden, ein junges Isoëtespflänzchen, dessen erste Entwicklungsstadien mit denen der Sporangien völlig übereinstimmen. Diese blattbürtigen Sprosse werden demnach auch zu einer Zeit angelegt, wo das Gefässbündel des Mutterblattes erst in der Ausbildung begriffen ist; später geht von diesem ein Ast an den sich bildenden Spross ab, welcher nun sehr bald Wurzeln treibt und neue Blätter erzeugt. Nach allmählicher Verwesung der ihn umgebenden Theile der Mutterpflanze wird die auf diese Weise ungeschlechtlich entstandene Isoëtespflanze völlig frei und selbständig.

Diese Sprossungen sind aber keineswegs auf Missbildungen zurückzuführen. Goebel theilt vielmehr mit, dass unter den untersuchten Exemplaren sich Büsche von jungen Isoëtespflanzen befanden, welche ausschliesslich auf die erwähnte Weise entstanden sind, und auf deren Blättern nun ebenfalls wieder

gleiche Sprosse an Stelle der Sporangien angelegt worden sind. Die Vermuthung, dass diese Eigenthümlichkeit eine erbliche sei, liegt daher offenbar sehr nahe und erhält durch die Erscheinung der apogamen Farne eine wesentliche Stütze. Sollte es sich aber herausstellen, dass nur diejenigen Isoëtespflanzen, welche, wie die von GOEBEL untersuchten in relativ grösserer Tiefe wachsen, apogam geworden sind, so würde hier ein analoger Fall vorliegen, wie bei der oben erörterten Gartenvarietät des *Aspidium filix mas*, welche offenbar nur durch eine Veränderung der ursprünglichen Wachsthumsbedingungen der Zeugung verlustig gegangen ist.

Nachtrag zum I. Abschnitt.

Die bisher unbekannte Keimung und Prothalliumentwicklung der Gleicheniaceen ist neuerdings von RAUWENHOFF auf das Eingehendste erforscht worden (Sitzungsberichte d. Kgl. Akad. d. Wissensch. z. Amsterdam, 1877 und 1879, Bulletin des internat. bot. Congresses z. Amsterdam, 1877 und Bot. Ztg. 1879). Durch diese Untersuchungen sind wir nicht nur zur Kenntniss einiger bisher unbekannter entwicklungsgeschichtlicher Vorgänge gelangt, sondern es werden durch dieselben auch unsere Vorstellungen über die Keimung der Sporen der Gefässkryptogamen zum Theil wesentlich geändert. Ich bedaure es daher, dass es nicht mehr möglich war, die wichtigen Ergebnisse dieser Untersuchungen in ihrem vollen Umfange im Vorangegangenen zu benutzen.

Die Sporen der Gattung *Gleichenia* sind bei den meisten Arten derselben radiär gebaut; eine Ausnahme hiervon scheint allein *Gleichenia flabellata* zu bilden, welche bilaterale Sporen besitzt. Die Sporenhülle besteht ausser dem Endosporium und Exosporium noch aus einer diese beiden Schichten umgebenden, sehr dünnen Haut, dem Episporium, und ist völlig farblos und durchsichtig. Ausser den Dehiscenzleisten lassen sich keinerlei Zeichnungen oder Verdickungen der Sporenwandung erkennen, die Sporen sind daher sehr geeignet für die Untersuchung der Vorgänge, welche bei der Keimung stattfinden. Wie bei den reifen Sporen von *Osmunda* (man vergl. S. 152) wird auch bei denen der Gleicheniaceen weder durch Chlorzinkjod, noch durch Jod und Schwefelsäure eine Blaufärbung des Endosporiums erreicht, sondern dasselbe wird ebenso wie das Exosporium bei Behandlung mit diesen Reagentien gelbbraun. — Der Inhalt der keimungsfähigen reifen Sporen ist gelblich bis goldgelb gefärbt und besteht aus einer stark lichtbrechenden Masse, worin man stets mehrere grössere und kleinere Kügelchen und einen grossen, wasserhellen Zellkern unterscheiden kann. Der letztere liegt fast immer genau an dem Vereinigungspunkte der drei Leisten (oder bei *G. flabellata* an der Mitte der einzigen Leiste). Der Sporeninhalt besteht zum Theil aus eiweissartigen Stoffen, welche sich bei Behandlung mit einer Lösung von salpetersaurem Quecksilber ziegelroth färben, zum Theil aus Fett oder Oelstoffen. Ausserdem findet sich nach RAUWENHOFF ein Stoff darin vor, dessen chemische Natur noch nicht festgestellt ist; derselbe hat den Anschein unregelmässiger, stark lichtbrechender Klümpchen, wenn der Inhalt der Spore durch gelinden Druck herausgepresst wird, bisweilen gleicht er auch wol einigermassen Krystalloïden.

Bei der Keimung, welche bald nach der Aussaat erfolgt, finden lange bevor die Sporenhülle berstet, Veränderungen des Inhaltes statt, unter denen am meisten die Bildung von körnigem Chlorophyll hervortritt, während die Veränderungen, welche der Zellkern erfährt (man vergl. weiter unten), dadurch etwas verdeckt werden. In den peripherischen Theilen sondern sich ausserdem noch kleine Stärkekörnchen in grösserer Menge ab, der übrige Inhalt dagegen wird mehr und mehr grünlich und feinkörnig und die Anzahl der Fettkügelchen verringert sich. — In diesem Stadium der Keimung beginnt die Sporenhülle entlängs der drei Dehiscenzleisten langsam auseinander zu weichen und man sieht nun, dass sich um den Sporeninhalt eine Cellulosemembran gebildet hat, welche bei der Behandlung mit Chlorzinkjod blau gefärbt wird; auch erkennt man nun deutlich, dass innerhalb der Spore eine Theilung des Inhaltes durch eine Zellwand erfolgt ist. Diese neue Cellulosemembran ist äusserst dünn und liegt der ursprünglichen Sporenwand dicht an, die Stelle der auseinander gewichenen drei Klappen ausgenommen, wo sie die scharfe Begrenzung der hervortretenden Papille bildet und bereits ohne Anwendung chemischer Reagentien bei der lebenden im Wasser liegenden Spore zu erkennen ist. Bei der Behandlung mit Chlorzinkjod wird sie jedoch nicht nur blau gefärbt, sondern von der Sporenwand getrennt, so dass sie alsdann wie ein äusserst dünnhäutiges Säckchen den durch das Reagens stark contrahirten Inhalt umgiebt; eine Erscheinung, welche RAUWENHOFF auch bei anderen Farnsporen und besonders schön bei *Ceratopteris* beobachtet hat.

Eine Theilung des Inhaltes innerhalb der keimenden Spore erfolgt auch bei anderen Filicineen, wie z. B. bei *Ceratopteris* (KNY und RAUWENHOFF), bei *Trichomanes* (PRANTL) u. s. w., bei anderen dagegen, wie z. B. bei *Marattia* und *Angiopteris* (JONKMAN) tritt eine Theilungswand in der primären Sporenzelle meist erst dann auf, wenn dieselbe die Sporenhülle abgeworfen und eine erhebliche Vergrösserung des Volumens erfahren hat.

Die Deutung, welche RAUWENHOFF diesen Erscheinungen giebt und auf die Keimung der anderen Kryptogamensporen überträgt, ist folgende: Nicht das Endosporium wird, wie man bisher allgemein angenommen hat, zur Wand der ersten Prothalliumzelle oder der ersten Haarwurzel, sondern aus dem Protoplasma der Spore wird, bevor sie sich öffnet, eine neue Cellulosewand abgeschieden, welche in Folge des Turgors der Zelle der Innenschale der Sporenwand sich eng anlegt und die Wand der primären Prothalliumzelle bildet. Die neue Membran vergrössert sich, wächst durch Intussusception und tritt nach dem Oeffnen der Spore als Wand der Papille hervor. In dieser ersten Prothalliumzelle finden, entweder vor dem Auseinanderweichen der drei Klappen der Sporenhülle oder bald nachher, Theilungen statt durch simultane Bildung von Cellulosemembranen, nach vorhergegangener Theilung des Zellkerns.

Das Natürliche der Auffassungsweise RAUWENHOFF's ergiebt sich bereits bei einer Vergleichung mit der früheren Deutung dieses Vorganges. Nach dieser wird die Zellwand der primären Prothalliumzelle ganz direkt durch das Endosporium gebildet, welches ja — ausser bei *Osmunda* — nach den übereinstimmenden Angaben aller Autoren durch Chlorzinkjod blau gefärbt wird. Bei *Gleichenia* jedoch ist dies nicht der Fall, wol aber zeigt die Wandung der bei der Keimung hervortretenden Prothalliumzelle deutliche Cellulosereaction. Man müsste also, wenn man bei der früheren Auffassungsweise stehen bleiben wollte, geradezu annehmen, dass das Endosporium bei der Keimung der Spore zu einer Cellulosemembran sich umwandele. Dies widerstreitet aber, wie RAUWENHOFF mit vollem Recht hervorhebt, Allem, was wir von der

Entwicklung der Zellwand wissen. Dagegen stimmt mit der Auffassung RAUWENHOFF's nicht nur unsere gesammte Vorstellung von der Bildung der Zellmembran auf das genaueste überein, sondern ebenso auch die Vorgänge, welche bei der Keimung anderer Sporen stattfinden. So z. B. bei der Keimung der Zygosporen der Conjugaten, von denen *Genicularia spirotaenia* hervorgehoben sein mag. Die ursprüngliche Innenhaut der reifen Spore ist hier eine Cellulosemembran, bei der Keimung aber wird eine zweite Cellulosemembran ausgeschieden, welche den Sporeninhalt als eine farblose, dehnbare Haut umgiebt und besonders deutlich zur Beobachtung gelangt, wenn die Sporenhülle verletzt wird. Aus der Darstellung, welche DE BARY in seinen Untersuchungen über die Familie der Conjugaten, pag. 29 giebt, geht zunächst hervor, dass bei den ersten Keimungserscheinungen ganz analoge Veränderungen des Sporeninhaltes stattfinden, wie bei den Sporen von *Gleichenia*, vielleicht nur mit dem Unterschiede, dass die Abscheidung des Chlorophylls in Form von kleinen Plätt'chen erfolgt. Wenn man nun auf solche Sporen einen Druck ausübt, so zerreisst die Sporenhülle in einem weiten Querriss; der Inhalt gleitet hervor und ist von einer farblosen dehnbaren Haut umgeben, welche deutlich die Cellulosereaction zeigt. Die zurückgebliebene leere Membran besteht aus zwei Schichten, von denen die innere und dünnhäutigere durch Jod und Schwefelsäure blau gefärbt wird; statt der einfachen, zur Zeit der Reife vorhandenen Innenhaut sind deren also jetzt zwei vorhanden, und es leuchtet ein, dass die Entstehung der zweiten Cellulosemembran nur in derselben Weise vor sich gegangen sein kann, wie es RAUWENHOFF für die Keimung der Sporen von *Gleichenia* dargestellt hat. Andererseits weist aber der Keimungsvorgang bei *Genicularia* darauf hin, welches allein die richtige Deutung des Keimungsprozesses derjenigen Farnsporen ist, deren Endosporium die Cellulosereaction zeigt; es erscheint demnach auch kaum mehr zweifelhaft, dass ganz allgemein der bei dem Keimungsprozess metamorphosirte und verjüngte Inhalt der Spore eine eigene Cellulosemembran absondert, welche die erste freilebende Zelle, bei den Farnen die erste Prothalliumzelle und resp. die erste Haarwurzelzelle umgiebt.

Diese neue Auffassung enthält aber auch einen beachtenswerthen Hinweis für die Erklärung der Keimung der Mikrosporen und des Hervortretens der Spermatozoïden bei den Marsiliaceen; besonders über den letzteren Vorgang hatte ich bis jetzt keine recht klare Vorstellung gewinnen können, und denselben daher auch bei der vorangehenden Darstellung (S. 189) übergangen.

Die äussere Gestalt der jungen Prothallien der Gleicheniaceen, ist eine sehr variable. Oft werden dieselben sofort zu einem Zellkörper und erinnern damit zum Theil an das Prothallium der Osmundaceen oder das der Marathiaceen. Im Allgemeinen jedoch folgt der Entwicklungsgang dem der übrigen Farnprothallien und besonders sind die mit der Constituirung eines Meristems verbundenen Zelltheilungen ganz dieselben, wie für das typische Farnprothallium beschrieben ist; zuletzt findet auch hier das sogen. Randzellenwachsthum statt.

Die erste Anlage der Antheridien erfolgt etwa 4 Monate nach der Keimung, die der Archegonien ungefähr 2 Monate später. — Die Antheridien, welche in der äusseren Gestalt denen der Osmundaceen gleichen und sich auch mittelst einer dreieckigen Deckelzelle öffnen, werden nie am Rande angelegt, wie bei den Osmundaceen sondern auf der Unterseite und nebenbei auch auf der Oberseite. Dadurch aber, dass mit dem weiteren Wachsthum des Prothalliums auch die Entwicklung neuer Antheridien Hand in Hand geht, wird die Zahl derselben allmählich eine sehr beträchtliche.

Die meristischen, bis zur Bildung der Sexualorgane vorgeschrittenen Prothallien zeichnen sich aber im Weiteren noch durch die dunkelbraunen unverzweigten Haarwurzeln aus, welche von einem breiten axilen Streifen des Prothalliums ihren Ursprung nehmen.

Erklärung der Steindruck-Tafel.

I—II. Keimung der Mikrosporen von *Marsilia elata*, 300 mal vergr.

I. eine keimende Mikrospore, welche das Exospor (**ex**) zersprengt und abgeworfen hat, **aa** die zwei Antheridien mit den Spermatozoïden-Mutterzellen, **ve** die vegetative, steril bleibende Zelle (nach Behandlung mit Soda und Essigsäure).

II. ein weiterer Zustand der Keimung einer in Wasser liegenden Mikrospore, welche das Exospor nicht abgeworfen hat, **sp** die Spermatozoïden.

III—VI. Entwicklung des Archegoniums von *Osmunda regalis*, 210 mal vergr. — **h** die Halsperipherie, **mc** die Mutterzelle der centralen Zellreihe, **b** die Basalzelle. **c** die Centralzelle, **hkz** die Halskanalzelle, **bkz** die Bauchkanalzelle, **ez** die Embryonalzelle. (Bei V ist durch ein Versehen des Lithographen in dem oberen Theile der Halskanalzelle oberhalb des wirklichen Zellkerns noch ein kleineres Kernchen abgebildet worden, welches auf der Originalzeichnung nicht enthalten war und bei der Correctur übersehen worden ist.)

VII—VIII. Ein ausgebildetes, aber noch nicht geöffnetes Archegonium von *Pteris aquilina*. VII die Oberflächenansicht; VIII medianer Längsschnitt desselben Archegoniums, die Abtrennung der Bauchkanalzelle von der Embryonalzelle veranschaulichend. Die Bezeichnungen wie bei III. 290 mal vergr.

I.

spm

a

spm

w

a

ve

ex

II.

spm

sp

spm

sp

end

ex

III

h

hkz

h

bkz

me

ez

b

IV.

h

me

b

V.

h

hkz

c

b

VI.

ez

VII.

VIII.

hkz

bkz

ez

7. Die Vegetationsorgane.

I. Allgemeines.

a) Begriffsbestimmung.

Vegetationsorgane. — Die Vegetationsorgane, unter welchem Namen Stamm, Blatt und Wurzel zusammengefasst werden, sind diejenigen Organe, welche den beblätterten Pflanzenkörper darstellen.

Vegetationspunkt. Meristem. Dauergewebe. — Die erste Anlage der Vegetationsorgane erfolgt, wie im Vorhergehenden erörtert worden ist, während der embryonalen Entwicklungsperiode. Die weitere Entwicklung dieser Organe und somit auch die Erstarkung der ganzen jungen Pflanze beginnt jedoch erst mit der Ausbildung (Differenzirung) der älteren Theile des embryonalen Gewebes, derzufolge dieselben allmählich in die verschiedenen Formen des fertigen Gewebes übergehen, welches nunmehr nur geringere Veränderungen erfährt und daher als Dauergewebe bezeichnet wird. Nur in den Endtheilen der fortwachsenden Organe, also in den jüngeren, resp. jüngsten Theilen derselben erhält sich der embryonale Charakter.

Diese Endtheile eines Organes sind daher die Ausgangspunkte seines weiteren Wachsthums, seiner Gestaltung und endlich auch seiner Aussprossungen; sie werden demnach als »Vegetationspunkte« (bei gestreckter Gestalt als Vegetationskegel) bezeichnet und fehlen niemals den im Wachsthum begriffenen Vegetationsorganen. In den Vegetationspunkten erfüllt das Protoplasma gleichmässig die gesammte Gewebemasse, wie zur Zeit der embryonalen Entwicklung; die einzelnen Zellen sind lückenlos untereinander verbunden und sämmtlich theilungsfähig. Man hat daher einem derartigen gleichförmigen Zellgewebe die Bezeichnung »Theilungsgewebe« oder »Meristem«, bez. »Urmeristem« gegeben, mit welcher letzteren Bezeichnung zugleich auch der Urzustand (embryonale Zustand) des Gewebes ausgedrückt werden soll, indem ja, wie bereits oben angedeutet worden ist, aus den rückwärts gelegenen Parthieen eines Vegetationspunktes die sich differenzirenden Gewebe ihren Ursprung nehmen. In den einfacheren Fällen werden dabei die central gelegenen Zellen vorwiegend in der Richtung der Wachsthumsachse zerklüftet, so dass ein aus mehr oder weniger länglichen Zellen bestehender Strang (Plerom, Procambium) gebildet wird, der sich von dem ihn umgebenden Gewebe deutlich abhebt (Fig. 31). Während aber mit dem weiteren Wachsthum des Organes dieser centrale Zellenstrang scheitelwärts sich fortdauernd erneuert, finden in den weiter abwärts gelegenen Partien desselben keine Zelltheilungen mehr statt; dieselben haben also die Eigenschaften des Meristems verloren, sie bilden sich nun ganz direkt zu den Gewebesystemen des Dauergewebes aus.

Normale und adventive Bildungen. — Die Aussprossungen, welche von dem Vegetationspunkt ihren Ursprung erhalten, erfolgen wie bei den Phanerogamen, so auch bei den Gefässkryptogamen in vollster Regelmässigkeit und werden daher als normale Bildungen bezeichnet. Von ihnen zu unterscheiden sind die adventiven Bildungen. Dieselben nehmen nicht direkt von dem Vegetationspunkt, sondern von den älteren Theilen des Gewebes ihren Ursprung, d. h. also von denjenigen, welche entweder gänzlich in Dauergewebe übergegangen sind, oder doch wenigstens den embryonalen Charakter bereits eingebüsst haben. Demnach sind Blätter und Seitenknospen als normale Bildungen zu bezeichnen. Die

Wurzeln der Gefässkryptogamen, besonders der Farne, dagegen können, selbstverständlich abgesehen von der ersten Wurzel, welche indess frühzeitig zu Grunde geht, zum Theil nur als adventive Bildungen betrachtet werden.

b) Causalverhältniss von Wachsthum und Zelltheilung.

Die Bezeichnung »Meristem«, d. h. also Theilungsgewebe, steht zum Theil mit der bisher allgemein verbreiteten Vorstellung im Zusammenhange, dass die Zelltheilung das Bedingende sei für das Wachsthum der Pflanzenorgane. Das Unrichtige dieser Auffassung ist jedoch neuerdings durch Sachs auf das Deutlichste dargelegt worden, der gezeigt hat, dass Wachsthum der verschiedensten Art stattfinden kann ohne gleichzeitig damit erfolgende Zelltheilungen. Wo aber die letzteren dem Wachsthum folgen, da hängt die Form des Zellnetzes, die Anordnung der Zellen ganz wesentlich von der Art und Vertheilung des Wachsthums ab, und zwar so, dass durch das Prinzip der rechtwinkeligen Schneidung der Wände die Anordnung der Zellen innerhalb gewisser Grenzen bestimmt ist, sobald die durch das Wachsthum bewirkte Form und Formänderung bekannt ist. (Sachs, Arbeiten d. bot. Inst. z. Würzburg. II. pag. 196. ff.).

Für den letzteren Punkt nun finde ich unter Anderem einen sehr schönen Beleg in der im vorigen Kapitel erörterten Entwicklung des Embryo der höheren Kryptogamen. So lange der heranwachsende, junge Embryo nur eine Volumenvergrösserung, nicht aber eine Gestaltsveränderung erfährt, und also nach allen Richtungen des Raumes hin gleichmässig ausgebildet wird, ist die Vertheilung des Wachsthums eine annähernd gleichmässige und ebenso auch die Zerklüftung des Embryo durch Zellwände; es erfolgt daher nach dem Gesetz der rechtwinkeligen Schneidung die oben erörterte Octantenbildung. Eine andere Art der Theilung wäre nur bei einer simultanen Zerklüftung denkbar (man vergl. auch S. 153); für eine derartige Annahme fehlt aber jegliche Beobachtung und somit also auch jeglicher Anhaltspunkt. Andererseits aber ergiebt sich hieraus ebenfalls, dass die Aufeinanderfolge in dem Auftreten der Medianwand und der Transversalwand (man vergl. das vorhergeg. Kapitel) bei den einzelnen Arten oder Gattungen nicht eine a priori bestimmte sein kann, wie dies ja auch bereits durch die direkte Beobachtung nachgewiesen worden ist. — Wenn wir aber wissen, dass nach erfolgter Bildung der Octanten die bisherige Gleichmässigkeit der Zelltheilung aufhört, so müsste nach Obigem die Ursache des veränderten Zelltheilungsmodus eine Gestaltsveränderung sein, welche nun mit dem weiteren Wachsthum des Embryo eintritt. Eine solche erfolgt nun aber in der That auch, so dass die Embryonen der verschiedenen Abtheilungen der Gefässkryptogamen in ihren nächsten Entwicklungsstadien die verschiedensten Uebergangsformen von der Kugel bis zum deutlich platt gedrückten Ellipsoïd annehmen, um noch später zu Protuberanzen auszuwachsen (z. B. Fig. 24, c), deren Bedeutung als jugendliche Entwicklungsformen der einzelnen Organe wir schon im vorigen Kapitel kennen gelernt haben. — Je nachdem sich aber die Bildung des epibasalen und des hypobasalen Gliedes mehr oder weniger vollständig vollzieht, wird sich ein zunächst mehr oder weniger gleichförmiges Wachsthum der einzelnen Octanten aussprechen.

Für die Auffassung des Causalverhältnisses von Wachsthum und Zelltheilung im Allgemeinen aber liefern uns einige Algen wie z. B. *Vaucheria* das sehr belehrende Beispiel, dass dieselben während ihres vegetativen Wachsthums überhaupt nicht durch Wände gegliedert werden, sondern nur zum Zwecke der Fortpflanzung theilweise in Zellen zerfallen. Etwas ganz Aehnliches haben wir auch bei den Saprolegniaceen, deren unseptirte Schläuche dieselben während des vegetativen Wachsthums bekanntlich von den gegliederten Fäden der Schimmelpilze mit Leichtigkeit stets unterscheiden lassen. Bei einigen *Pythium*-Arten tritt hier noch die bemerkenswerthe Thatsache hinzu, dass die Mycelfäden dann auch durch Wände septirt werden, wenn das vegetative Wachsthum derselben aus irgend welchen Ursachen aufhört, wie z. B. bei der Bildung von Gliederzellen oder Dauersporangien inmitten eines Fadens, oder bei den Trägern der im Absterben begriffenen Antheridien.

In allen diesen Fällen werden die vorher reichlich mit Protoplasma angefüllten Fäden allmählich inhaltsleer und durch Querwände gegliedert. Auch bei den *Sphacelarien* sind es die in der Volumenvergrösserung begriffenen, also wachsenden Theile der Pflanze, d. h. die Sprossenden, in denen Theilungen nicht eintreten, während in den älteren Parthieen des Sprosses, welche weder in die Länge, noch in die Dicke wachsen, sich zahlreiche Theilungen vollziehen. Diese älteren Theile werden also cellulär, obgleich sie nicht mehr wachsen, und SACHS hebt daher mit Recht hervor, dass dies ein schönes Beispiel sei für die gänzliche Unabhängigkeit des Wachsthums von den Zelltheilungen bei Pflanzen, die doch zu jenen befähigt sind.

Aber auch bei thalloïden Bildungen, denen wir eine höhere Organisation zuschreiben, als den oben besprochenen, finden wir, dass gerade an denjenigen Stellen des Gewebes die Volumenvergrösserung am langsamsten fortschreitet, an welchen die Zelltheilung am intensivsten vor sich geht. So z. B. am Scheitel der herzförmigen Farn-Prothallien, der in Folge des schnelleren Wachsthums (Volumenvergrösserung) der benachbarten Gewebeparthieen sehr bald in eine Bucht zu liegen kommt, obgleich die Zelltheilung daselbst am ausgiebigsten stattfindet (man vergl. Fig. 4, K und I auf S. 163 ff.); und etwas ganz Aehnliches findet auch bei den Brutknospen der Marchantiaceen und überhaupt an den meristischen vegetativen Sprossenden der meisten foliosen Lebermoose statt. Diese Erwägungen zeigen somit, dass das Wachsthum eines Pflanzentheiles unmöglich abhängig sein kann von der Zelltheilung, noch viel weniger aber ein Resultat der Zelltheilung sein kann, wie man es bisher vielfach angenommen hat. Wir werden daher das Wachsthum eines Pflanzentheiles nach dem heutigen Standpunkt der Wissenschaft nur aufzufassen, resp. zu definiren haben als die Volumenvergrösserung und die Gestaltsveränderung desselben.

c) Wachsthumsvorgänge am Vegetationspunkt.

Stamm und Blatt. — Bei den höher organisirten Pflanzen, also bei den Phanerogamen sind die Enden der vegetativen Sprosse (Stamm und Blatt) bis oben zum Scheitel durch anticline und pericline Zellwände zerklüftet, und ebenso auch bei mehreren Gefässkryptogamen, wie z. B. bei den Gattungen *Lycopodium* und *Isoëtes* (Fig. 31). Bei anderen Abtheilungen der Gefässkryptogamen jedoch, bei den meisten Selaginellen, den Equisetinen und der Mehrzahl der Filicinen reicht eine derartige Zerklüftung nicht bis zum Scheitel hinauf (man vergl. die betr. Fig.); dem Wachsthum des Scheitels folgen hier zunächst nur anticline Zellwände, nicht aber zugleich auch pericline, es entsteht also am Scheitel gewissermaassen eine Lücke in dem cellulären Bau dieser Pflanzen. Diese Lücke wird im Sprachgebrauch als Scheitelzelle bezeichnet, und SACHS hebt hervor, dass dieselbe, phylogenetisch betrachtet, als ein Ueberrest des nicht cellulären Baues der Coeloblasten (*Vaucheria* etc.) erscheint.

Es ergiebt sich demnach, dass bei den Gefässkryptogamen die Wachsthumsvorgänge am Vegetationspunkt der in Rede stehenden Organe in folgenden zwei Modificationen der Zelltheilung und Zellenanordnung zum Ausdruck gelangen:
1. Dem Wachsthum des Scheitels folgen zunächst nur anticline Wände: Wachsthum mit Scheitelzelle (z. B. Stammscheitel von *Equisetum*, Fig. 41).
2. Es sind gleich von vorneherein anticline und pericline Theilungswände am Scheitel des Vegetationspunktes vorhanden, und es werden solche mit dem fortschreitenden Wachsthum desselben immer wieder eingeschaltet: Wachsthum mit geschichtetem Bau, ohne Scheitelzelle (z. B. Stammscheitel von *Lycopodium*, Fig. 31).

Diese beiden Modificationen der Zellenanordnungen an den fortwachsenden Organenden der Gefässkryptogamen sind aber zugleich die im gesammten Pflanzenreiche überhaupt beobachteten. Wenn man aber erwägt, dass bei den Muscineen nur die erste Modification (Wachsthum mit Scheitelzelle) zur Ausbildung gelangt,

bei den Phanerogamen dagegen nur die zweite Modification (Wachsthum mit geschichtetem Bau), so leuchtet ein, dass die Gefässkryptogamen auch in den hierdurch zur Erscheinung gebrachten Wachsthumsvorgängen den Uebergang vermitteln von den niederen Pflanzenformen zu den höheren.

1. Wachsthum mit Scheitelzelle. — Ist nach den vorangegangenen Erörterungen die Auffassung der Scheitelzelle als phylogenetischer Ueberrest der nicht cellulären Formen niederer Pflanzen ein berechtigter, so ist damit aber auch angedeutet, dass wir uns nicht, wie z. B. am Scheitel des Equiseten-Stammes, von der äusseren Form der Scheitelzelle beeinflussen lassen dürfen, wenn wir die Bedeutung derselben für das Wachsthum der Pflanzenorgane richtig beurtheilen wollen. Allerdings ist von den Autoren als das Wesentliche der Scheitelzelle die Thatsache hervorgehoben worden, dass in derselben Theilungswände mit einer bestimmten regelmässigen Aufeinanderfolge auftreten, durch welche regelmässige Abschnitte (Segmente) gebildet werden. Indem man diese Erscheinungen des Wachsthums auf die »Thätigkeit der Scheitelzelle« zurückführte, übersah man jedoch, dass nicht die Scheitelzelle allein, sondern das ganze Organ im Wachsthum begriffen sei, und man war von dem Irrthum befangen, dass die Zelltheilung das Bedingende des Wachsthums und somit auch das Primäre der Wachsthumserscheinungen darstelle. Das Unrichtige dieser Anschauung ist von SACHS hinreichend widerlegt worden und tritt im Gebiet der Gefässkryptogamen namentlich da hervor, wo im Verlaufe des Wachsthums die Form der Scheitelzelle wechselt, wie z. B. bei den Prothallien der Farne und bei den Embryonen von *Selaginella*. Auch im Verlaufe der weiteren Darstellung werden wir Gelegenheit haben, ähnliche Fälle zu erörtern, so z. B. bei der Entwicklungsgeschichte des Farnblattes.

Endlich sei an dieser Stelle noch auf den Vegetationskegel mancher Selaginellen hingewiesen, so zunächst auf *S. Martensii*, bei welcher nach den Untersuchungen TREUB's (Recherches sur les organes de la végétation du Sélaginella Martensii SPR.) die Form der Scheitelzelle an sonst völlig gleichgestalteten Sprossenden derart wechselt, dass der Scheitel derselben ebenso oft von einer zweiflächig zugespitzten wie von einer dreiseitig pyramidalen Zelle eingenommen wird. An dem Meristemscheitel der Seitensprosse wird aber bei der Anlage derselben und in der ersten Zeit des acropetalen Längenwachsthums sogar stets eine vierseitige Scheitelzelle gebildet, welche sich im Laufe der Entwicklung des jungen Sprosses fast immer in eine drei- oder zweiflächig zugeschärfte umwandelt, wie sie sich fast durchweg an dem Vegetationskegel der älteren Sprosse vorfindet. Wenn also hieraus hervorgeht, dass die Form der Scheitelzelle, zunächst wenigstens bei den Selaginellen, keine, weder dem Spross noch der bestimmten Pflanze, inhaerente ist, so leuchtet ferner auch ein, dass die von SACHS begründete oben besprochene Auffassung von der Bedeutung der Scheitelzelle die einzig bis jetzt durchgreifende Erklärung der Wachsthumsvorgänge am Vegetationspunkt enthält. Andererseits aber ergiebt sich aus dem Vorstehenden auch, dass es nicht mehr als gänzlich abnormer Bildungsmodus erscheinen darf, wenn am Vegetationskegel von *Selaginella pentagona* eine dreiflächig zugeschärfte Scheitelzelle auftritt, wie dies bei den sonst völlig unversehrten Vegetationskegeln regelmässig der Fall zu sein scheint, welche im Innern von Gallen, den sog. Pseudo-Bulbillen angetroffen werden (das Nähere hierüber vergl. man bei STRASBURGER, Bot. Ztg. 1873, p. 105 ff.).

2. Wachsthum mit geschichtetem Bau. — In dem zweiten Falle, Wachsthum mit geschichtetem Bau, ist die einfache Thatsache, dass die Anticlinen und Periclinen bis oben zum Scheitel reichen, der Erklärung der Wachsthumsvorgänge nicht zu Grunde gelegt worden, sondern man hat sich auch hier durch die äusseren Erscheinungen des Wachsthums beeinflussen lassen. Man nimmt daher ziemlich allgemein an, dass bereits am Vegetationskegel eine Gliederung des Meristems in (meist drei) differente Zellschichten stattfindet, welche am fortwachsenden Spross nur ganz bestimmten Gewebesystemen ihren Ursprung geben und mit Bezug darauf von HANSTEIN (Die Scheitelzellgruppe im Vegetationspunkt der Phanerogamen) als Dermatogen, Periblem und Plerom bezeichnet worden sind (Fig. 31, A).

Das Plerom der innerste dieser Zellcomplexe, wird in den Sprossenden durch einen aus länglichen Zellen bestehenden, axilen Gewebecylinder dargestellt, in dessen weiter rückwärts gelegenen Theilen die Bildung der Fibrovasalien stattfindet. Umgeben wird der Pleromstrang vom Periblem, welches durch die in 2 oder mehr concentrische Lagen angeordneten isodiametrischen

Zellen leicht von dem Plerom zu unterscheiden ist und nach aussen hin von dem meist einschichtigen Dermatogen, der Anlage der Epidermis, umgeben wird. Für die Sprossenden der Angiospermen nimmt man ganz allgemein an, dass bei dem acropetalen Längenwachsthum derselben die drei Meristemschichten gesondert thätig sind, und man bezeichnet die die Regenerirung und weitere Zelltheilung der Schicht einleitende Scheitelgruppe als Initiale der Schicht; es würden demnach z. B. die in Fig. 31, A mit i, i, i bezeichneten Zellen die Initialen für das Plerom darstellen. Es ist zuzugeben, dass diese Auffassung für die Angiospermen, wo das Dermatogen den gesammten Vegetationskegel mantelartig umgiebt, der äusseren Erscheinung des Wachsthumsvorganges entspricht und auch noch in der Thatsache eine Stütze findet, dass bereits in der ganz jungen, noch wenigzelligen, völlig meristematischen Embryoanlage die in Rede stehende Gliederung des Meristems in schärfster Weise vor sich geht. Bei den Gymnospermen jedoch finden wir den belehrenden Fall, dass bei einigen Araucarien, *A. brasiliensis* und *Cunninghami*, bei *Dammara* und *Cunninghamia* das Meristem der Sprossenden in gleicher Weise wie bei den Angiospermen bis zum äussersten Scheitel vollständig scharf in Dermatogen, Periblem und Plerom geschieden ist, bei den Abietineen dagegen diese Gliederung am äussersten Scheitel noch nicht stattfindet, sondern erst in einiger Entfernung unterhalb desselben eintritt. Von besonderem Interesse aber für die richtige Würdigung der in Rede stehenden Wachsthumsvorgänge ist, wie auch DE BARY (Vergl. Anatomie) hervorhebt, *Ephedra campylopoda*, bei welcher die Zellenanordnung zwischen den beiden Extremen schwankt. Das einemal findet sich eine überall scharf unterschiedene Dermatogenschicht über den im äussersten Scheitel mehr oder minder deutlich getrennten beiden inneren Schichten, in anderen Fällen dagegen tritt wie bei den Abietineen eine Gliederung des Meristems erst unterhalb des Scheitels ein. Auch bei *Lycopodium* ist die Gliederung des Meristemscheitels eine in gleicher Weise schwankende, und man kann hier die Extreme bei einer und derselben Species, resp. einer und derselben Pflanze beobachten. Die im rein acropetalen Längenwachsthum begriffenen Sprosse zeigen eine so vollständige Gliederung des Meristemscheitels (Fig. 31, A), wie sie überhaupt bei den Angiospermen angetroffen werden kann, während dann, wenn an den Sprossenden auch das Dickenwachsthum mehr hervortritt und die Anlage der seitlichen Organe beginnt, die scharfe Trennung der drei Schichten am Vegetationskegel allmählich mehr und mehr verloren geht (Fig. 31, B). Wenn man bei der genau nach der Natur gezeichneten Figur B auch noch die Sonderung des Dermatogens bis zum äussersten Scheitel annehmen wollte, so sei es doch gestattet, hervorzuheben, dass in anderen (für eine Demonstrationszeichnung leider weniger geeigneten) Fällen eine solche nicht mehr beobachtet werden konnte, und dass man auf axilen Längsschnitten Ansichten des Meristemscheitels erhält, welche vollständig mit denen von

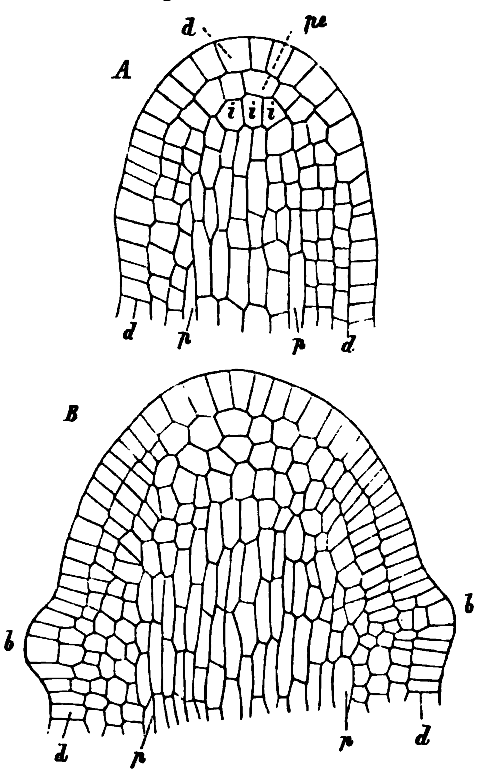


Fig. 31. (B. 67.)
Vegetationskegel von *Lycopodium clavatum;* 270 mal vergr. A medianer Längsschnitt eines im August in rein acropetalem Längenwachsthum begriffenen Sprosses; B ebenfalls medianer Längsschnitt eines zu gleicher Zeit abgeschnittenen, aber weiter als A entwickelten Sprosses. — d Dermatogen, p—p Plerom, der zwischen p und d liegende Zellcomplex das Periblem, i,i,i die Initialen des Pleroms; b, b junge Blattanlagen. — Nach der Natur gezeichnet.

BRUCHMANN (Ueber Anlage und Wachsthum der Wurzeln von Lycopodium und Isoëtes, Taf. XXII. Fig. 1) gegebenen übereinstimmen, wo eine Gliederung des Meristems am äussersten Scheitel des Vegetationskegels (von *Lycopodium inundatum*) ganz und gar nicht stattfindet, sondern erst in den weiter rückwärts gelegenen Partien eintritt. Hieraus geht aber hervor, dass die von HANSTEIN begründete Lehre über die Wachsthumsvorgänge am Vegetationspunkt der Angiospermen für die zuletzt angeführten Fälle in ihrer ganzen Ausdehnung nicht anwendbar ist, da bei dem acropetalen Längenwachsthum der Sprossenden der Lycopodien die einzelnen Meristemschichten keineswegs immer gesondert thätig erscheinen und sich also nicht als scharf von einander abgeschiedene Histogene gesondert regeneriren. Bei den Angiospermen selbst zeigen uns aber die Untersuchungen PRANTL's (Ueber die Regeneration d. Vegetationspunktes an Angiospermenwurzeln), dass bei der Regenerirung verletzter Wurzeln, welche an der Spitze quer durchgeschnitten worden waren, die sich neu bildenden Gewebessysteme keineswegs auschliesslich den gleichnamigen Systemen des verletzten Stückes entstammen, sondern sich ohne Rücksicht auf die Abstammung der hierzu verwendeten Zellen bilden, nur in Beziehung zum Aufbau des Regenerationsproduktes. Dies tritt besonders deutlich hervor, wenn der Schnitt in einiger Entfernung vom Scheitel geführt worden ist; in diesem Falle entstehen bei der Regeneration alle neuen Systeme nur aus dem Fibrovasalkörper. Hier zeigt sich also, wie auch PRANTL hervorhebt, dass der Begriff der Gewebesysteme kein so starrer, absoluter ist, wie man ihn insbesondere in Folge der Untersuchungen an Embryonen zu fassen gewöhnt ist.

Es kann hier unmöglich der Ort sein, die HANSTEIN'sche Lehre von der Gliederung des Meristemscheitels in erschöpfender Weise zu discutiren, da dies offenbar nur im Anschluss an die Entwicklungsgeschichte der Angiospermen geschehen kann; es mag für unseren Zweck, die bei den vegetativen Organen der Gefässkryptogamen stattfindenden Wachsthumsvorgänge zu erörtern, ausreichen, die Bedenken gegen die HANSTEIN'sche Auffassung in der vorliegenden Form anzudeuten, um so mehr, als das Gesetz der rechtwinkligen Schneidung eine viel einfachere Erklärung der Wachsthumserscheinungen bietet. Wenn man hierbei festhält, dass die Zelltheilung nicht das Bedingende des Wachsthums ist, sondern eine Folge desselben (man vergl. oben), so erscheint es als selbstverständlich, dass die Fächerung durch Zellwände da am regelmässigsten gemäss dem Prinzip der rechtwinkligen Schneidung vor sich gehen muss, wo sich derselben die wenigsten Störungen entgegenstellen. Bei Meristemkörpern aber ist die äusserste Zellschicht diejenige, auf welche durch benachbarte Gewebepartien nur ein geringerer Druck ausgeübt werden kann, als auf die darunter liegenden; es geht daher die Zerklüftung der äussersten Zellschicht in so regelmässiger Weise (im Vergleich zu dem darunterliegenden Gewebe) vor sich, dass sie sich meist deutlich von dem übrigen Gewebekörper abhebt. Wenn man aber ferner bedenkt, dass bei dem Wachsthum der Organe das gesammte Organ in der Volumenvermehrung und Gestaltsveränderung begriffen ist (man vergl. hierfür S. 241), so ist damit die mehrfach verbreitete Ansicht an und für sich schon nicht mehr in Einklang zu bringen, dass bei dem Wachsthum der Meristemkörper, welcher bis oben zum Scheitel hinauf durch Anticlinen und Periclinen zerklüftet sind, Meristemschichten (Histogene) gesondert thätig seien; die Regeneration und Zerklüftung des Gewebes findet vielmehr lediglich nach dem Prinzip der rechtwinkligen Schneidung statt. Durch dieses erhalten wir eine einfache und in allen Fällen anwendbare Erklärung der Wachsthumsvorgänge, während die von HANSTEIN begründete Auffassung nur der äusseren Erscheinung der Wachsthumsvorgänge entspricht, bei Regenerirungen verletzter Meristemkörper jedoch schon nicht mehr zutrifft, da die neuen Gewebesysteme keineswegs aus den gleichnamigen älteren nothwendiger Weise hervorgehen müssen.

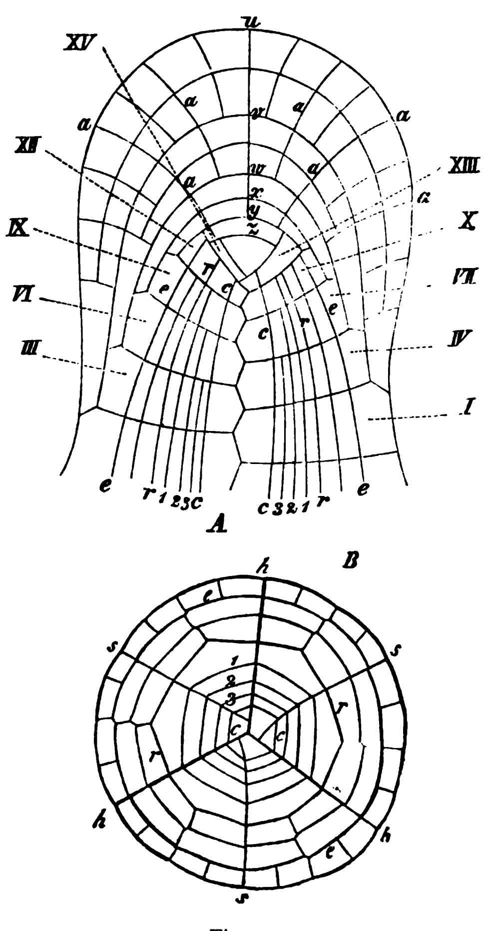
Endlich mag an dieser Stelle noch der Vegetations-Kegel von *Psilotum* und besonders der von *Selaginella* Erwähnung finden, da der letztere ein Beispiel dafür bietet, dass bei verschiedenen Species einer und derselben Gattung sowol Wachsthum mit Scheitelzelle als auch Wachsthum mit geschichtetem Bau, nebst den deutlichsten Uebergängen stattfindet. Während nämlich bei einer gewissen Anzahl von Arten (z. B. *Selaginella serpens, Martensii, hortensis, viticulosa*) am äussersten Scheitel die Periclinen ausbleiben und eine zweiflächig zugeschärfte Scheitelzelle gebildet wird, setzen bei anderen Arten (*S. arborescens, Pervillei, spinulosa, Lyalii*) Periclinen und Anticlinen bis zum äussersten Scheitel abwechselnd an, so dass wir den im Vorhergehenden näher geschilderten »geschichteten Bau« vor uns haben. Am Vegetations-Kegel von *Selaginella Wallichii* dagegen

hat Strassburger zwei gleich grosse Scheitelzellen, jede von der Gestalt eines länglichen, vierflächig zugeschärften Keiles gefunden, welche mittelst einer ihrer Seitenflächen zu einem entsprechend gestalteten Doppelkeil verbunden sind. Von den vier, im Grundriss ein Rechteck bildenden Flächen eines jeden Keiles sind aber die Seitenflächen, an welchen die Verbindung stattfindet, die breiteren; sie sind senkrecht zur Bauch- und Rückenfläche des Stengels orientirt. Die Bildung der Segmente, welche nur an der den beiden Scheitelzellen gemeinschaftlichen Seitenfläche unterbleibt, geschieht in jeder der keilförmigen Scheitelzellen durchaus gleichförmig; nachdem in jeder einzelnen Scheitelzelle parallel zu der nicht gemeinschaftlichen Seitenfläche eine anticline Theilungswand abgegeben worden ist, werden zwei einander gegenüberliegende Segmente gebildet durch anticline Wände, welche den schmaleren Flächen des Keiles parallel verlaufen. Durch die letzteren wird der Dorsal- und Ventraltheil, durch die ersteren (seitlichen) Segmente werden die Flanken angelegt.

Bei *Psilotum* finden wir, dass dasselbe eine dreiflächig zugespitzte Scheitelzelle nur an den unterirdischen wurzelähnlichen Rhizoïden erkennen lässt, dass die Meristemscheitel der oberirdischen Theile hingegen eine solche Scheitelzelle nicht besitzen; dieselbe wird hier vielmehr durch radienartig verlaufende Anticlinen zerklüftet, so dass der Vegetationspunkt, wie Strasburger hervorhebt, ein wahrhaft pinselförmiges Wachsthum zeigt. Während also bei *Selaginella Wallichii* die ursprüngliche Scheitelzelle durch eine Anticline in zwei Scheitelzellen getheilt ist, geht bei *Psilotum* die Zerklüftung (zunächst durch Anticlinen), noch einen Schritt weiter vor sich, so dass mehrere Scheitelzellen entstehen, welche hier jedoch nicht mehr die strenge Aufeinanderfolge in der Bildung der Segmente erkennen lassen, wie es z. B. noch bei *Selaginella Wallichii* möglich ist. Wenn nun an diese strahlenartig angeordneten Anticlinen bereits oben am Scheitel Periclinen ansetzen, wie z. B. bei *Selaginella arborescens, Pervillei* u. s. w., so haben wir ja hierin wiederum das Wesentliche des »Wachsthums mit geschichtetem Bau« vor uns, und es leuchtet nunmehr ein, dass die Uebergänge von dem Wachsthum mit Scheitelzelle bis zu dem scheinbar so sehr differenten Wachsthum mit geschichtetem Bau innerhalb der Ordnung der *Lycopodinae* und zum Theil sogar innerhalb der Gattung *Selaginella* stattfinden.

Wurzel. — Das vegetative Ende einer jeden echten Wurzel wird von der Wurzelhaube oder Wurzelkappe umgeben, einer aus zahlreichen, mehr oder weniger zusammenhängenden Zellschichten bestehenden Hülle, deren Gewebe nach aussen hin allmählich immer lockerer und lockerer wird. Vermöge dieser Eigenschaft sind die die Wurzelspitzen umgebenden gelockerten Gewebemassen ganz besonders befähigt, die in Lösung befindlichen Nährstoffe des Substrats aufzusaugen. Ihrer Entstehung nach ist die Wurzelhaube auf die durch das Wachsthum bedingten ersten Theilungsvorgänge der Wurzel zurückzuführen; auch hier dem Gesetz der rechtwinkligen Schneidung Folge leistend treten Anticlinen und Periclinen in regelmässiger Aufeinanderfolge auf, aber die Anticlinen kehren bei der Bildung der Wurzelhaube scheitelwärts ihre Convexitäten der Achse zu (Fig. 32), während wir sonst an den Vegetationspunkten von Stamm und Blatt und auch am Wurzelkörper selbst sehen, dass die Anticlinen scheitelwärts ihre Concavitäten der Achse zukehren. Die hierdurch bereits angedeutete bedeutsame Verschiedenheit der beiden in Rede stehenden Wachsthumsvorgänge spricht sich aber im Weiteren noch darin aus, dass im letzteren Falle sämmtliche Schichten gegen die gemeinsame Symmetrieachse hin an Dicke abnehmen; im ersteren Falle jedoch, bei der Kappenbildung umgekehrt alle Schichten nach der gemeinsamen Wachsthumsachse hin an Dicke zunehmen. Sachs, der zuerst auf diese Verhältnisse aufmerksam gemacht hat, bezeichnet diesen Typus der Zellenanordnung, welcher stets bei der Entwicklung der Wurzelhauben hervortritt, als »Kappenschichtung«, den anderen Typus dagegen, der ganz allgemein bei der Entwicklung von Stamm und Blatt zur Geltung gelangt, als »gewöhnliche Schichtung«.

Für das leichtere Verständniss der am Vegetationspunkt der Wurzel stattfindenden Wachsthums- und Gliederungsvorgänge mögen folgende Beispiele dienen:



(B. 68.) Fig. 32.

Allgemeines Schema für die Entwicklung einer Wurzel mit Scheitelzelle; zum Theil nach NAEGELI und LEITGEB. A axiler Längsschnitt, B Querschnitt am unteren Ende von A. — I—XV die aufeinander folgenden Segmente. v, w, x, y, z die Periclinen, welche die der Reihe nach aufeinander folgenden Wurzelkappen abtrennen, zwischen y und z die jüngste, zwischen u und v die älteste Wurzelkappe. a—a die anticlinen Theilungsrichtungen der Wurzelhaube, welche ihre Convexitäten der gemeinsamen Wachsthumsachse zukehren. cc die den Pleromcylinder nach innen abtrennenden Periclinen, ee die die Epidermis nach aussen abtrennenden und rr die Periclinen, welche den Rindenkörper in die äussere und innere Rinde zerlegen; 1, 2, 3 die aufeinander folgenden Periclinen, durch welche die innere Rinde mehrschichtig wird (mit Weglassung der anticlinen Theilungsrichtungen). hhh die Hauptwände der Segmente, sss die Sextantenwände.

1. Wurzeln der Farne und Equiseten. — Nachdem am jungen Embryo (man vergl. S. 224) die Mutterzelle der ersten Wurzel von der Form einer dreiseitigen Kugelpyramide gebildet worden ist, deren peripherische Grundfläche ein annäherend gleichseitiges sphärisches Dreieck darstellt, wird durch eine Pericline die Trennung der ersten Kappenzelle vom Wurzelkörper, resp. der Scheitelzelle des Wurzelkörpers bedingt (man vergl. Fig. 25, XI). Wie in der Scheitelzelle des Stammes (man vergl. den betr. Passus) findet auch in der der Wurzel mit dem weiteren Wachsthum des Organs ein stetiger Turnus von drei gleichartig auf einander folgenden anticlinen Theilungswänden statt; nach Vollendung eines jeden Umlaufes jedoch wird durch das Auftreten einer Pericline die Abtrennung je einer Kappenzelle bewirkt (Fig. 32, A). Gleich nach ihrer Bildung wächst sie ziemlich rasch in die Breite, wodurch ihre auf Querschnitten ursprünglich sphärisch dreieckige Form sehr bald in die eines Kreises übergeht; zu gleicher Zeit aber theilt sie sich durch zwei auf einander senkrecht stehende Anticlinen in vier im Grundriss quadrantische Zellen. Jede dieser Zellen zerfällt nun wiederum durch je eine Anticline in zwei nebeneinander liegende Hälften, indem die sich bildenden anticlinen Theilungswände die Aussenwände annäherend halbiren und in sanfter Krümmung nach innen verlaufen, um sich an die Quadrantenwände anzusetzen, so dass also aus der primären Kappenzelle acht nebeneinander liegende Zellen entstehen (Fig. 32). Nun beginnt aber auch das Dickenwachsthum der jungen Kappenanlage, welches in der Richtung der Achse am intensivsten vorschreitet, daher die junge Kappenanlage nach der Wachsthumsachse hin an

Dicke zunimmt; es wird dabei nicht selten (z. B. bei *Equisetum hiemale)* jede Kappenanlage nun auch durch eine pericline Theilungswand in zwei übereinanderliegende Schichten getheilt; und es wird im Weiteren nun auch erklärlich, dass die anticlinen Theilungswände der Wurzelkappe ihre Convexitäten der Wachsthumsachse zukehren (Fig. 32, A), wodurch der besondere Wachsthumstypus der »Kappenschichtung« entsteht. Am Wurzelkörper dagegen findet die »gewöhnliche Schichtung« statt, und es sind daher die ersten Theilungsvorgänge im Allgemeinen übereinstimmend mit denen des Stammscheitels (man vergl. weiter unten). Die Theilung der Segmente in je zwei übereinander liegende Tafeln, resp. Schichten (am Vegetationskegel der Equiseten und Salviniaceen der erste Theilungsvorgang im Segment) tritt jedoch am Wurzelkörper erst sehr spät ein, und es wird zuerst jedes Segment durch eine anticline Theilungswand (Sextantenwand, s), welche mit der Sextantenwand des Vegetationskegels der Equiseten ganz analog verläuft, in zwei nebeneinander liegende mehr oder weniger ungleiche Hälften (Sextanten) getheilt (Fig. 32, B). Wie bei der Entwicklung des Vegetationskegels von *Equisetum* findet auch bei der Entwicklung des Wurzelkörpers frühzeitig eine Verschiebung der Segmente statt, der zufolge ein jeder Turnus von je drei Segmenten sich zu einer Querscheibe des Stammes constituirt. Darauf wird durch je zwei succedan in jedem Sextanten auftretende Periclinen (Fig. 32, c und e) zuerst ein centraler Theil, der Pleromcylinder, und darauf die Epidermis abgeschieden, während die dazwischen bleibende Zelle, welche nach der HANSTEIN'schen Auffassung die Periblеminitiale darstellen würde, sich erst darnach, ebenfalls durch eine Pericline, in eine äussere, die Anfangszelle der äusseren Rindenschicht und eine innere, die Anfangszelle der inneren Rindenschicht theilt. Auch im Verlauf des weiteren Wachsthums wird der Wurzelkörper durch das Hervortreten pericliner Theilungsrichtungen in concentrische Schichten zerlegt, welche in dem äusseren Rindentheile in centrifugaler, in dem inneren Rindentheile dagegen in centripetaler Richtung erfolgen. — In dem letzteren, niemals aber in der äusseren Rinde, treten nicht selten intercellulare Luftgänge auf, welche dann das Parenchym oft der ganzen Länge nach durchziehen und, der Gruppirung der Zellen entsprechend, auf den Querschnitten in radiale Reihen und concentrische Ringe geordnet erscheinen; so z. B. bei Equiseten und Marsilien. Bei anderen Gefässkryptogamen, namentlich den meisten Filicineen, bildet sich die innere Rinde, mit Ausnahme der innersten Schicht, zu der oft sehr charakteristischen Strangscheide (Pleromscheide, Schutzscheide) aus. An solchen Wurzeln zeigt daher der Querschnitt nicht selten zwei sich anatomisch ganz verschieden verhaltende Rindentheile, welche besonders noch dadurch hervortreten, dass die Zellen der äusseren Rinde bloss ihre Wände bräunen, während die inneren Rindenpartien aus sehr stark verdickten Zellen bestehen. In mehreren Fällen aber theilen die inneren Rindenzellen sich noch nachträglich, nachdem das Dickenwachsthum aufgehört hat, durch anticline Wände, während die äusseren Rindenzellen von diesem Theilungsprozesse ausgeschlossen bleiben. Es entsteht auf diese Weise eine kleinmaschige, den Gefässcylinder umschliessende Scheide, deren Zellen sich später sehr stark verdicken. Dadurch wird die Abgrenzung der beiden Rindentheile, besonders im Alter, um so auffallender, bis endlich die Zellen des äussern Theiles zerstört werden und nur die inneren stark verdickten Partien als eine den Gefässcylinder umschliessende Scheide übrig bleiben. Von diesem Verdickungsprozesse, sowie von der besprochenen nachträglichen Theilung durch

Anticlinen, bleiben jedoch die Zellen der innersten, an den Pleromcylinder anstossenden Rindenschicht ausgeschlossen; dieselben bilden die **Endodermis** (ausgenommen bei den Equiseten, über welche man unten vergleichen wolle).

Von dem der ersten Anlage nach aus sechs central gelegenen Zellen bestehenden Pleromcylinder (Fig. 32) wird zunächst durch je eine in jeder Zelle auftretende pericline Theilungswand ein äusserer schmaler Ring von sechs Zellen, das Pericambium, abgetrennt, welches nun den die Gefässe allein ausbildenden Theil der Wurzel rings umgiebt. In dem Pericambium finden zwar mehrfache Zerklüftungen durch anticline Theilungsrichtungen statt, niemals aber eine Ausbildung von Gefässen; dieselbe beschränkt sich vielmehr nur auf den inneren Theil des Pleromcylinders und beginnt in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle an zwei sich diametral gegenüberliegenden Punkten. Von diesen schreitet nun die Gefässbildung, beginnend mit einigen nebeneinander liegenden, faserig verdickten Tracheïden (Erstlingstracheïden), meist sogleich nach innen fort, indem sich an dieselben in centripetaler Richtung neue, meist weitere und oft sehr grosse Treppentracheïden von der für die Farne gewöhnlichen Structur anschliessen. Der oben geschilderte Typus des Gefässkörpers der Wurzel ist, wie überhaupt bei den meisten Equisetinen und Filicinen, mit Ausnahme der Marattiaceen, ein diametral-diarcher.

Wenn die Wurzeln eine bestimmte Grösse erreicht haben, so beginnen sie sich meist zu verzweigen; die dabei entstehenden **Seitenwurzeln** nehmen von der Endodermis ihren Ursprung, d. h. also von der an den Pleromcylinder anstossenden innersten Rindenschicht. Bei *Marsilia* und manchen Cyatheaceen (DE BARY, vergl. Anatomie, pag. 415) sind die kurz als rhizogene zu bezeichnenden Längsreihen von Endodermiszellen, welche den Ursprungsorten der Seitenwurzeln entsprechend vor den Gefässplatten liegen, durch grössere Weite und geringere Länge der Zellen vor den übrigen der gleichen Schicht ausgezeichnet. Manchmal zeigen die vor der rhizogenen Schicht liegenden Reihen der nächst äussern Rindenschicht ähnliche Grössenverhältnisse und geringere Wandverdickung als die übrigen derselben Schicht angehörigen Reihen; an der Anlage der Seitenwurzeln nehmen jedoch die ausserhalb der Endodermisschicht befindlichen Lagen keinen activen Antheil; sondern jede Seitenwurzel geht aus einer der rhizogenen Rinde angehörigen Zelle hervor, welche entweder direkt oder nach wenigen praeliminaren unregelmässigen Theilungen den Theilungsmodus der Scheitelzelle der Mutterwurzel erhält. In dem Pericambium der Mutterwurzel bildet sich das Verbindungsstück zwischen den Gefässbündeln beider Ordnungen.

Bei den **Wurzeln der Equiseten** tritt insofern eine bemerkenswerthe Abweichung von der eben geschilderten Ausbildung des Wurzelkörpers ein, als bei ihnen die Bildung des Pericambiums unterbleibt und es grenzt daher der ebenfalls diametral-diarche Gefässkörper direkt an die innerste Rindenschicht, die Endodermis an, welche somit gewissermaassen die Stelle des Pericambiums der Farne vertritt; nichtsdestoweniger aber nehmen auch hier die Seitenwurzeln von der Endodermisschicht ihren Ursprung, und verhalten sich auch im Weiteren wie die Seitenwurzeln der Farne, indem sie ebenfalls sehr bald den Wachsthums- und Theilungsmodus der Mutterwurzel annehmen. Ueber die bei der Entwicklung des Wurzelkörpers auftretenden Einzelheiten möge man bei NAEGELI und LEITGEB (Entsteh. und Wachsth. der Wurzeln, in d. Beitr. z. wiss. Bot., IV. Heft) vergleichen.

2. **Wurzeln von *Lycopodium* und *Isoëtes*.** — Wie am Vegetationspunkte des Stammes von *Lycopodium* findet auch am Meristemscheitel der

Wurzel Wachsthum mit geschichtetem Bau statt, so dass dadurch eine äusserlich scharf hervortretende Verschiedenheit von den eben besprochenen Wurzeln der Farne und Equiseten bedingt wird. Die eingehendsten Untersuchungen über die speciellen Wachsthumsvorgänge verdanken wir BRUCHMANN (Ueber Anlage und Wachsthum der Wurzeln von Lycopodium und Isoëtes), der nach dieser Richtung hin besonders *Lycopodium inundatum* untersucht hat, welches daher auch hier als Ausgangspunkt der Erörterung dienen mag.

Die erste Anlage der Wurzeln, welche bei allen Lycopodien in rein acropetaler Folge entstehen, erfolgt bei *Lycopodium inundatum* am Vegetationskegel des fortwachsenden Stammes, mehr oder weniger dicht unterhalb der jüngsten Blattanlagen, steht jedoch zu diesen in keinerlei Beziehung. Ihren Ursprung nimmt die Wurzel von dem Periblem des Vegetationskegels, d. h. von dem Zellcomplex, welcher den zum Fibrovasalkörper sich differenzirenden Pleromcylinder umgiebt. Bei ihrer Anlage, welche also in völlig endogener Weise erfolgt, erfährt eine unmittelbar an den Pleromcylinder des Stammes angrenzende Zellgruppe des Periblems ein zur Achse des Stammes divergentes Wachsthum und wölbt von innen aus allmählich einen breiten Gewebehöcker hervor. Während dessen differenzirt sich im Innern desselben, d. h. von innen nach aussen, (also gerade umgekehrt wie bei der Anlage von Stamm und Blatt) das Plerom der jungen Wurzel, welches durch die Bildung longitudinaler Zellen bald kenntlich wird und mit breiter Basis an den Pleromcylinder des Stammes ansetzt; es reicht schon jetzt etwa bis zur mittleren Höhe der jungen Wurzelanlage, wodurch dieselbe leicht von jeder Zweiganlage eines gleichen Entwicklungsstadiums unterschieden wird, da bei dieser die Differenzirung des Pleroms erst später erfolgt und erst in den von der Spitze entfernter gelegenen Theilen der Neubildungen hervortritt. Die dem Scheitel des Pleroms der Wurzel zunächst liegenden Periblemmassen des Vegetationskegels bilden sich nun succedan zu dem Periblem und Dermatogen der Wurzelanlage aus, und es unterscheidet sich das letztere ganz besonders von den die junge Anlage umgebenden Zellschichten durch den dichteren Inhalt an Protoplasma und die bedeutendere Grösse seiner Zellen, welche als eine einfache Schicht den Scheitel der jungen Wurzel ziemlich horizontal umspannen. Während die an das Wurzeldermatogen angrenzende Periblemschicht des Vegetationskegels die primäre Wurzelhaube bildet, dehnen sich die dieselbe umspannenden Periblemschichten des Vegetationskegels erheblich aus und verschleimen bald; das Dermatogen desselben dagegen wird nicht sobald desorganisirt, es erweitert sich vielmehr, erfährt mehrfache anticline Theilungen und umgiebt oft noch lange als Scheide die wachsende Wurzelspitze.

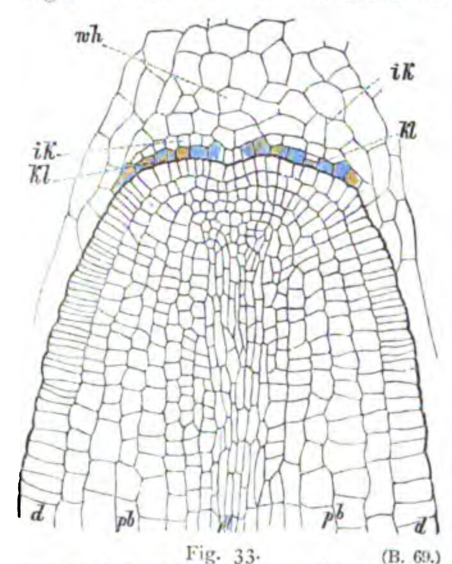


Fig. 33. (B. 69.)
Medianer Längsschnitt einer in der Gabelung begriffenen Wurzel von *Lycopodium inundatum*, in der Dichotomieebene. wh Wurzelhaube, ik die jüngste Kappenschicht, d das Dermatogen, pl das Plerom, pb das Periblem, kl das Kalyptrogen. Vergr. 165. Nach BRUCHMANN.

Bei der weiteren Entwicklung werden entsprechend der vorher erörterten

Wurzelentwicklung der Filicinen von der Dermatogenschicht der jungen Wurzelanlage nach aussen hin Kappenschichten abgegeben, wobei wiederholt pericline Theilungen in den Zellen des Wurzeldermatogens stattfinden. Diese Art der Regeneration erlischt jedoch sehr bald; dafür wird nun die innerste der auf diese Weise entstandenen Kappenschichten zu der fortan die Wurzelhaube regenerirenden Schicht, welche daher nicht unpassend als »Kalyptrogenschicht« bezeichnet wird, während in der Dermatogenschicht nunmehr nur noch anticline Theilungen auftreten (Fig. 33). In den Zellen der Kalyptrogenschicht sammeln sich nun zunächst reichliche Protoplasmamassen an, worauf durch je eine in jeder dieser Zellen ansetzende pericline Theilungswand nach aussen hin stetig eine neue Kappenschicht abgetrennt wird.

Die Verzweigung der Wurzel beruht nach BRUCHMANN auf echter Gabelung, welche durch das centrale Plerom eingeleitet wird, indem das ursprünglich centrale, acropetale Wachsthum desselben sich in zwei divergente Richtungen auflöst (Fig. 33.) Die dem Wurzelscheitel zunächst liegenden Zellen des Pleroms (die Initialen) vermehren sich dabei durch anticline Theilungsrichtungen nach zwei Seiten hin, entsprechend der zukünftigen Dichotomie-Ebene, während in dem centralen Theile des Pleroms keine weiteren Theilungen eintreten. Es entstehen dadurch zwei, bald sehr deutlich erkennbare Gabelungsäste des Periblems, worauf auch die dasselbe umgebenden Zellschichten, zunächst die des Pleroms in ganz analoger Weise dichotomiren (Fig. 33). Indem nun auch das Dermatogen einen ganz gleichen Wachthums- und Theilungsmodus erfährt, wird die Gabelung der ganzen Wurzel bedingt. Die Zellen des anfangs noch eine zusammenhängende Schicht darstellenden, beiden Gabelästen gemeinschaftlichen Kalyptrogens lassen fortan nur über den beiden Gabelästen pericline Theilungen erkennen und produciren so die beiden gesonderten Hauben der Gabeläste, während die früher gemeinschaftliche Haube allmählich abgestossen wird. Die Gabelung erfolgt bei den Wurzeln von *L. inundatum* und *L. clavatum*, wo sie am besten zu beobachten ist, in der Regel, wenn die Wurzeln ungefähr 1 Centim. Länge erreicht und schon längere Zeit im Boden verweilt haben. In diesen gelangen sie nach Durchbruch der Wurzelscheide sofort, da der Stamm meist unmittelbar dem Boden aufliegt, ja halb in denselben eingesenkt ist. Mitunter geht die Gabelung der Wurzel schon innerhalb ihrer Scheide vor sich, so z. B. bei *L. inundatum*, und es ist also der Vorgang der ersten Gabelung ein der Wurzel inhaerenter, nicht aber von der Bodenberührung abhängig.

Die Anlage der Wurzeln von *Isoëtes* findet ebenfalls in rein acropetaler Aufeinanderfolge statt, erfolgt jedoch nicht wie bei *L. inundatum* dicht unterhalb des Scheitels, sondern weiter entfernt von demselben. In ihrem Bau und ihrer Entwicklung stimmen die Wurzeln von *Isoëtes* darin mit denen von *Lycopodium* überein, dass sie ebenfalls den oben näher bezeichneten, »geschichteten Bau« haben; dennoch treten einige wesentliche Abweichungen hervor, über welche wir ebenfalls durch BRUCHMANN (a. a. O.) näher unterrichtet sind.

Um von der Entwicklungsgeschichte der Wurzel im Allgemeinen ein klares Bild entwerfen zu können, erscheint es als geeignet, vorerst die Entwicklung der ersten Wurzel zu besprechen. Die erste Wurzel ensteht exogen aus den peripherischen Zellen des hypobasalen Gliedes (man vergl. S. 229), indem von einem Theile der äussersten Zellschicht derselben durch anticline Theilungswände eine Zellreihe nach aussen hin abgeschieden wird (von BRUCHMANN mit Proto-Kalyptro-Dermatogen bezeichnet). Mit dem weiteren Wachsthum wird diese äussere Zellreihe

sehr bald durch Periclinen in eine Doppelreihe zerlegt, wodurch nach aussen hin die erste Kappenschicht, nach innen das Kalyptro-Dermatogen angelegt wird, letzteres dem in eine Zellschicht vereinigten Dermatogen und Kalyptrogen der Lycopodiumwurzel entsprechend; die weitere Differenzirung der Wurzel geschieht darauf gemäss der exogenen Anlage nach innen zu. Auch bei der Anlage aller späteren Wurzeln wird zuerst das Proto-Kalyptro-Dermatogen gebildet, hier jedoch nur eine in dem Periblem-Gewebe befindliche, durch ihre Grösse aber gut ausgezeichnete Zelle darstellend, aus welcher durch eine pericline Wand nach aussen hin die erste Kappenzelle der Wurzel, nach innen aber die Kalyptro-Dermatogenzelle gebildet wird. Die letztere wird aber bald in Folge mehrfacher anticliner Theilungen zum Kalyptrodermatogen, welches alsdann bei dem weitern Wachsthum stetig nach aussen hin eine neue Kappenschicht erzeugt. Fast gleichzeitig mit diesen Wachsthumsvorgängen findet zwischen jungen Wurzelanlagen und der Vereinigungsstelle der divergirenden Gefässbündelstränge des nächst älteren Blattes und der nächst älteren Wurzel die Differenzirung des Pleroms statt, welches von aussen nach innen vorschreitend sehr bald bis zur Bildung der Fibrovasalien gelangt und sich mit den oben bezeichneten Gefässbündelsträngen vereinigt. Nun erst beginnt das sehr bald sich beträchtlich steigernde Spitzenwachsthum der Wurzel, worauf, zum grössten Theil durch intercalare Wachsthumsvorgänge, die Abwärtskrümmung der Wurzel erfolgt.

Die wesentlichste Abweichung von der Lycopodiumwurzel besteht sonach darin, dass die Kappenschichten nicht von einer den Wurzelkörper umgebenden Schicht, sondern von der äussersten Schicht des Wurzelkörpers selbst erzeugt werden und somit ihrer Entstehung nach mit den Kappenschichten der anderen Gefässkryptogamen und der Phanerogamen übereinstimmen.

Die Verzweigung der Wurzeln von *Isoëtes* beruht wie bei denen von *Lycopodium* auf echter Gabelung; sie wird auch in gleicher Weise wie bei *Lycopodium* in dem Plerom eingeleitet und nimmt auch bei ihrer weiteren Entwicklung denselben Gang, wie die sich dichotomirende Lycopodienwurzel. Bei der Gabelung ist also das Wachsthum der neu entstehenden Gabeläste ein centrifugales und somit ein dem centripetalen Wachsthum der Mutterwurzel gewissermaassen entgegengesetztes. Die Uebereinstimmung mit *Lycopodium* hört jedoch bereits bei der Anlage der ersten Kappenschicht der Gabeläste auf, welche hier wie bei der Hauptwurzel direkt aus der äussersten Schicht (Dermatogen) des Wurzelkörpers eines jeden Gabelastes ihren Ursprung nimmt.

Die Wurzeln der Marattiaceen, welche zuerst von Russow (Vergl. Unters.) genauer untersucht worden sind, stellen in Bezug auf den Wachsthums- und Theilungsmodus des Meristemscheitels die Uebergänge zwischen der Wurzel der echten Farne und der der Lycopodien in ganz analoger Weise dar, wie solche auf S. 243 ff. für das des Vegetationskegels von *Psilotum* und mehrerer Selaginellen besprochen wurden. Bei den im ausgiebigsten Längenwachsthum begriffenen Marattiaceenwurzeln finden wir weder den geschichteten Bau noch das Wachsthum mit einer Scheitelzelle, sondern die letztere ist durch anticline Theilungsrichtungen in mehrere Zellen zerklüftet worden; nur bei schwächeren Wurzeln hat noch keine derartige Zerklüftung stattgefunden, daher am Scheitel derselben noch eine vierseitige Scheitelzelle angetroffen wird.

II. Filicinae.

Die erwachsene Pflanze der Filicineen, welche zwar vorherrschend, d. h. bei der grossen Mehrzahl der Arten die äussere Form der Kraut- und Stauden-

gewächse annimmt, tritt uns nichtsdestoweniger in einer z. Th. recht verschiedenartigen Gestalt entgegen; so namentlich bei den entfernter stehenden Gliedern der gesammten Pflanzenfamilie, wie z. B. bei den Marsiliaceen, Ophioglosseen, und Cyatheaceen. Erreichen ja doch die Baumfarne, die zuletzt genannte Abtheilung der Filicineen, eine Mächtigkeit und Entwicklung des gegliederten Pflanzenkörpers, welcher in der Ausbildung des Stammes an die stattlichsten Formen der Palmen zu erinnern im Stande ist, in der Ausgiebigkeit der Blattentwicklung aber dieselben in vielen Fällen weit übertrifft. Mit derartigen Formen hat die unscheinbare *Marsilia* äusserlich nichts gemeinsam, welche in der krautartigen Ausbildung und besonders in der Gestalt der Blätter mehr einer unserer Wiesenkleepflanzen gleicht. Aber auch unter den echten Filicineen finden wir z. B. bei den Hymenophyllaceen oft nur zarte und äusserst winzige Pflänzchen, welche in ihrer äusseren Gestalt und besonders in der Zartheit der Blätter mehr den Muscineen, gleichen, als den übrigen Abtheilungen der echten Farne.

So verschieden auch die Form und Gestalt der einzelnen Familien der Filicineen ist, so treten dieselben doch unter den Gefässkryptogamen als diejenigen Pflanzenformen hervor, welche — mit Ausnahme der später zu erörternden Isoëteen — bereits in der äussern Erscheinung des beblätterten Pflanzenkörpers durch die bedeutende Ausgiebigkeit der Blattentwicklung augezeichnet und charaktrisirt wird.

Schon zu der Zeit, wo der Embryo noch von der Archegoniumhülle vollständig umgeben wird, überholt der Cotyledo in Folge des bedeutend rascheren und ausgiebigeren Wachsthums den Stamm beträchtlich, so dass der letztere nach dem Hervortreten der jungen Pflanze aus dem Archegonium fast nur als eine höckerartige Protuberanz an der Basis des Cotyledo erscheint. Die erste Wurzel aber übertrifft an Schnelligkeit des Wachsthums meist noch den Cotyledo und dringt oft sehr bald in das Substrat ein. Bei der weiteren Ausbildung der jungen Pflanze werden von dem Vegetationspunkt des Stammes fortdauernd neue Blätter erzeugt, denen im Laufe der Entwicklung auch meist je eine Wurzel folgt. Die späteren Wurzeln erfahren dabei keine höhere Ausbildung, als die ersten Wurzeln und es äussert sich die Erstarkung der jungen Pflanze vornehmlich in der successive kräftigeren Entwicklung der neu entstehenden Blätter. Das erste Blatt, welches von dem Stamme seinen Ursprung genommen hat, ist freilich stets dem Cotyledo noch sehr ähnlich, die darauf folgenden Blätter dagegen werden immer kräftiger und kräftiger, und meist ist es schon das fünfte oder sechste Blatt, welches dem der erwachsenen Pflanze in der äusseren Form gleichkommt. Mit der Erzeugung neuer Blätter und Wurzeln gehen aber die älteren allmählich zu Grunde, so dass bei der erwachsenen Pflanze die Zahl der Blätter und Wurzeln stets annähernd dieselbe bleibt.

Bevor jedoch das erste Blatt zur Anlage und der Cotyledo zur völligen Ausbildung gelangt ist, findet von den Vegetationspunkten der Organe ausgehend die Differenzirung des central gelegenen Zellgewebes statt, deren Resultat die Entwicklung von Tracheïden (Treppengefässen) ist. Aus ihnen setzt sich vornehmlich das erste Gefässbündel zusammen, welches als axiler Strang die junge Pflanze durchläuft, nach dem Fusse zu jedoch blind endigt.

Sowohl bei dem noch im embryonalen Zustande sich befindenden, jungen Pflänzchen, als auch bei der erwachsenen und völlig ausgebildeten Pflanze folgen dem Wachsthum des Stammes am Scheitel desselben meist nur anticline Theilungswände. Am Stamme der erwachsenen Pflanze tritt daher meist eine dreiseitige

Scheitelzelle hervor, nur bei den Salviniaceen *(Salvinia* und *Azolla)* geht die ursprüngliche dreiseitige Scheitelzelle in eine zweiflächige zugeschärfte über, wie dies bereits im vorigen Kapitel (S. 216) auseinandergesetzt worden ist. Wir finden daher bei dem Stamm der Salviniaceen eine verhältnissmässig sehr einfache Form des Wachsthums und beginnen demnach auch die specielle Darstellung der Wachsthumsverhältnisse der Filicineen mit den Salviniaceen, da überdies auch die Morphologie der beiden Gattungen dieser Familie von PRINGSHEIM (Zur Morphologie der Salvinia natans. Jahrb. f. wiss. Bot. III.) und STRASBURGER (Ueber Azolla) auf das genaueste studirt worden ist.

I. Salviniaceen.

a) Azolla. Die zur Gattung Azolla gehörenden Repräsentanten sind kleine, Jungermannien ähnliche Pflänzchen, welche auf der Oberfläche des Wassers schwimmen. Von dem vielfach verzweigten, horizontal ausgebreiteten Stamme gehen tief zweitheilige, alternirende Blättchen aus, während von der Unterseite des Stammes, an den Verzweigungsstellen, senkrecht ins Wasser herabwachsende einzeln oder in Büscheln stehende fadenförmige Wurzeln ausgehen.

Der Vegetationskegel des Stammes. — Bei beiden Gattungen der Salviniaceen folgen dem Wachsthum des Stammscheitels zwei alternirend an-

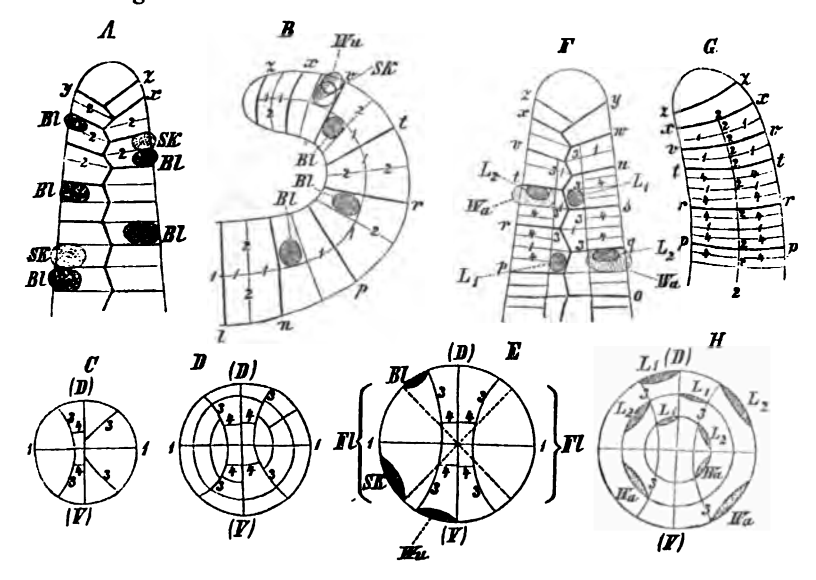


Fig. 34. (B. 70.)
Entwicklung des Vegetationskegels der Salviniaceen, *Azolla* A—E, *Salvinia* F—H; ausgenommen bei C und D schematisch dargestellt. — A und F Rückenansicht, B und G Seitenansicht des Vegetationskegels, letztere in der natürlichen Krümmung. E und H analoge schematische Querschnitte des Vegetationskegels von *Azolla* und *Salvinia*. C und D zwei aufeinander folgende Querschnitte des Vegetationskegels von *Azolla* nach der Natur, 520mal vergr. A—E nach STRASSBURGER, F—H nach PRINGSHEIM.

setzende, einander gegenüberliegende Anticlinen, durch welche an dem wachsenden Stammende fortdauernd die im Sprachgebrauch allgemein als »zweiflächig zugeschärfte Scheitelzelle« bezeichnete Zelle gebildet wird. Die Anticlinen setzen dabei, den Stamm in der Fortsetzung des Stengels als horizontal schwimmend gedacht, derart an, dass auf der Rückenseite (Oberseite), eine rechts und links liegende Reihe von Segmenten erzeugt wird und ebenso auch auf der Bauch-

seite (Unterseite), da die Anticlinen durch die ganze Dicke des Stammes hindurch gehen. Wird dagegen der Vegetationskegel um 90° zur Ober- und Unterseite gedreht, so erhält man zwei im Wesentlichen miteinander übereinstimmende Flankenansichten (Seitenansichten), auf welchen nur die Anticlinen der einen Segmentreihe zur Anschauung gelangen; dieselben erscheinen daher hier als parallele Scheidewände. Andererseits aber ergiebt sich aus dem alternirend aufeinanderfolgenden Ansetzen der Anticlinen, dass die von ihnen begrenzten benachbarten Segmente der beiden Reihen nicht in gleicher Höhe liegen können; sie ragen vielmehr immer um die halbe Höhe eines Segmentes übereinander hervor (Fig. 34 A. und F.) War bis zu diesem Stadium der Entwicklung der Aufbau des Stengels ein bei beiden Gattungen völlig übereinstimmender, so finden doch sofort mit beginnender Differenzirung der Segmente Verschiedenheiten der Theilungsfolgen statt, welche auf den bei beiden Gattungen verschiedenen Wachsthumsmodus des Stammes zurückzuführen sind, wie schon daraus hervorgeht, dass der Vegetationskegel von *Azolla* stark aufwärts gekrümmt ist, so dass an seiner Spitze die ursprüngliche Bauchseite zur Oberseite, die Rückenseite dagegen zur Unterseite wird, während der Vegetationskegel von *Salvinia* fast gerade gestreckt erscheint (Fig. 34 B und G).

Bei *Azolla* wird bereits durch die erste Theilungswand jedes Segment in eine Rücken- und Bauchhälfte zerlegt (Fig. B—E, 1), und es erfolgt dieser Theilungsschritt schon sehr früh, bereits in dem zweitjüngsten Segment, so dass die Scheitelansichten des Vegetationskegels schon bei geringer Tiefstellung des Mikroskops übers Kreuz gestellte Scheidewände zeigen, wobei zum genaueren Verständniss hinzugefügt sein mag, dass die andere dieser beiden Scheidewände die zickzackförmig gebrochene mittlere Wand ist, durch welche der Vegetationskegel in eine rechte und linke Seite zerfallen ist. Der zweite Theilungsschritt findet in beiden Hälften der Segmente gleichmässig statt und die denselben bezeichnenden Theilungswände sind ebenfalls Anticlinen, aber sie setzen rechtwinklig zur ersten Theilungswand und parallel zu den Hauptwänden des Segments an (Fig. A und B, 2) und theilen somit jede Segmenthälfte wiederum in eine scheitelsichtige und eine grundsichtige Hälfte; der Verlauf derselben ist daher nur in den Front- und Flankenansichten zu erkennen, nicht aber auf den Querschnitten. Die dritte Theilungswand dagegen verbindet die Winkelpunkte der medianen Zickzacklinie, setzt also senkrecht zu den beiden Hauptwänden der Segmente an und verläuft in der Höhe des ganzen Segments als Anticline bis zur Peripherie, wie dies auf dem Querschnitt deutlich ersichtlich ist. Der vierte Theilungsschritt dagegen wird durch pericline Wände dargestellt, welche parallel der Hauptwand des Segments in der Längsrichtung der Achse verlaufen, so dass ein centraler Zellcomplex gebildet wird, welcher an das Grundquadrat der Moose und die damit analoge Differenzirung des epibasalen Gliedes der Embryonen erinnert (Fig. 34, C, D, E); und es ist bemerkenswerth, dass wie bei dem letzteren, so auch im Vegetationskegel von *Azolla* diese inneren Zellen die Bedeutung der ersten Anlage des centralen Gewebestranges haben. STRASBURGER bezeichnet daher auch die Periclinen des vierten Theilungsschrittes als »Gefässwände«. Mit diesen Theilungen im Segment ist aber auch der Hauptsache nach die endgültige Gliederung des Vegetationskegels durchgeführt.

Anlage und Anordnung der vom Vegetationskegel ihren Ursprung nehmenden Organe, der Blätter, Seitenknospen und Wurzeln. — Die Blätter stehen alternirend in zwei geraden, auf der Rückenfläche des schwimmenden Stammes genäherten Reihen (Fig. 34, A und B). Die Blätter nehmen

daher von Zellen ihren Ursprung, welche dem Dorsaltheile des Stengels angehören, und ihre Mutterzellen werden in dieser Hinsicht von der ersten und dritten Theilungswand eines Segmentes begrenzt. Aber nicht in jedem Segment findet die Anlage eines Blattes statt, sondern in jeder der beiden links und rechts liegenden Segmentreihen folgt auf ein blattbildendes Segment stets ein steriles, bei der Anlage der Blätter wird also stets ein Segment einer jeden Reihe übersprungen. Da aber die eine Reihe der Blätter stets nur aus den basiskopen (grundsichtigen) Hälften der Segmente hervorgeht, die andere der beiden Blattreihen dagegen nur aus der akroskopen (scheitelsichtigen), so ergiebt sich, dass die Anlagen der einzelnen abwechselnd aufeinander folgenden Blätter nur durch die Höhe eines halben Segmentes getrennt sein können (man vergl. Fig. 34).

Die Seitenknospen, auf deren Entwicklung allein die Verzweigung des Stengels zurückzuführen ist, entstehen aus den bauchständigen Theilen der Segmente; sie nehmen bald nach dem Hervorwölben ihrer Mutterzellen über die Peripherie des Vegetationskegels, schon nach dem ersten Theilungsschritt Wachsthums- und Theilungsmodus des Hauptstengels an. Die reichliche Verzweigung der *Azolla*-Pflänzchen findet hierdurch somit ihre entwicklungsgeschichtliche Begründung. Die Seitenknospen werden ebenfalls wie die Blätter in zwei alternirenden Reihen angelegt, von denen die eine, wie bei den Blattanlagen constant aus basiskopen Segmenthälften hervorgeht, die andere aus akroskopen. Aber nicht bei allen Arten findet über jedem Blatte die Anlage einer Seitenknospe statt, es scheint dies nur bei *Azolla nilotica* der Fall zu sein, während bei anderen Arten (z. B. *A. caroliniana* und *filiculoides)* auf jede Seitenknospe scheitelwärts die Anlagen von 3 oder 4 Blättern folgen, ehe aus der darüber liegenden Segmenthälfte die nächste Seitenknospe ihren Ursprung nimmt, wie dies aus der beigegebenen Figur zur Genüge hervorgeht. Die Mutterzelle einer Seitenknospe, sei es, dass dieselbe aus der akroskopen oder basiskopen Hälfte eines Segmentes ihre Entstehung nimmt, wird von der ersten und dritten Theilungswand eines Segmentes begrenzt und dicht daran, ebenfalls ventral gelegen und nur durch die Theilungswand 3 getrennt, grenzt stets die Mutterzelle einer Wurzel, welche somit am Vegetationskegel in gleicher Höhe wie die Seitenknospe zur Anlage gelangt; es bilden somit auch die Wurzeln ihrer Entstehung nach zwei alternirende Reihen am Vegetationskegel. Wurzeln sowol, als Seitenknospen der *Azolla* werden daher als normale Bildungen zu bezeichnen sein, da sie von dem Meristem des Vegetationspunktes in acropetaler Folge ihren Ursprung nehmen.

Dorsiventralität des Vegetationskegels. — Bei der genaueren Betrachtung der eben dargestellten Wachsthumsverhältnisse ergiebt sich, dass zwischen der Rücken- und Bauchseite des Vegetationskegels eine nicht zu verkennende Verschiedenheit in der Ausstattung mit seitlichen Sprossungen vorhanden ist, derzufolge von dem Dorsaltheile die Blätter, von dem Ventraltheile dagegen die Seitenknospen und Wurzeln ihre Entstehung erhalten. Ich bezeichne derartige Sprossungen nach GOEBEL als dorsiventrale Sprosse, wobei jedoch hinzugefügt sein mag, dass SACHS eine gleiche Bezeichnung nur für diejenigen Sprosse eingeführt hat, bei denen eine Verschiedenheit der Organisation des Rücken- und Bauchtheiles hervortritt, wie z. B. bei den Marchantiaceen, GOEBEL also diese ursprünglich von SACHS herrührende Bezeichnung in einem erweiterten Sinne anwendet. Es ist aber die von GOEBEL (Ueber die Verzweigung dorsiventraler Sprosse) angebahnte Auffassung der Anordnung der seitlichen Organe gerade für das Verständniss des gegliederten Pflanzenkörpers der Filicineen von nicht zu unterschätzender Wichtigkeit, da in dem Gebiet der Rhizocarpeen nur dorsiventrale Sprosse (im Sinne GOEBEL's) zur Entwicklung gelangen, während bei vielen der übrigen Filicineen der von GOEBEL als radiär bezeichnete Verzweigungsmodus hervortritt, demzufolge die Pflanze gleichmässig auf allen Seiten

Sprossungen hervorbringt. Es ist aber nicht die radiäre, wie man bisher ganz allgemein glaubte, sondern die dorsiventrale Verzweigung die phylogenetisch ursprüngliche, wie GOEBEL durch die Erörterung der Wachsthums- und Verzweigungsverhältnisse mehrerer Algen, *Myrionema*, *Caulerpa* und besonders *Polysiphonia* nachgewiesen hat.

Gewebeformen. — Der Bau des Stengels von *Azolla* ist ein sehr einfacher; wie bei submersen Phanerogamen wird der Stamm nur von einem axilen Strange durchzogen, von welchem ein Zweig an jedes Blatt abgeht. Bei der Entwicklung des Stammes werden in dem sich differenzirenden Vegetationskegel durch der Peripherie parallel verlaufende Periclinen nach einander Epidermis, Rindenzellen und Cambiumcylinder abgeschieden, welcher letzterer wiederum an die Gefässwand (Theilungswand 4) angrenzt. Die durch dieselbe abgegrenzten innersten Zellen zeichnen sich bereits auf sehr jungen Stadien durch die Verdickung ihrer Wände aus und werden zu den primären Gefässzellen, an welche allein die neuen Gefässe ansetzen und von hier aus peripherisch sich fortentwickeln, wobei ihre Bildung stetig durch pericline Theilungswände der Cambiumzellen eingeleitet wird. Die dadurch entstehenden secundären Gefässe erhalten bei der weiteren Entwicklung sehr bald die Form der primären und sind von diesen schliesslich nicht mehr zu unterscheiden; zwei dem Ventraltheile des Stengels angehörende Gefässe nehmen jedoch dabei bedeutender an Grösse zu und werden um ein Vielfaches weiter als die übrigen. Alle Gefässe des Bündels sind Schraubengefässe und werden wie das gesammte Bündel von dünnwandigen, langgezogenen Parenchymzellen umgeben, so dass das ganze Bündel einem Farnbündel der einfachsten Art zu vergleichen ist. An dieses centrale Bündel setzen die Bündel der Blätter, der Seitenknospen und der Wurzeln an, und zwar wie STRASBURGER gezeigt hat, ganz direkt an die primären Gefässe. Während jedoch bei dem nachherigen Längenwachsthum des Stengels weder Seitenknospen und Wurzeln, noch die einzelnen aufeinanderfolgenden Blätter erheblich von einander getrennt sind, tritt die Streckung des Stengels besonders zwischen der Seitenknospe und dem nächst darunter liegenden Blatte hervor.

Bau und Entwicklung des Blattes. — Das fertige Blatt von *Azolla* besteht aus zwei bis an ihre Basis getrennten Lappen, einem oberen, rückenständigen, und einem unteren, bauchständigen. Die oberen Lappen der Blätter, welche, wie bereits erwähnt, in zwei alternirenden Reihen auf dem Dorsaltheile des Stammes (Fig. 34) stehen, schwimmen auf der Oberfläche des Wassers und decken sich der Art dachziegelförmig mit ihren Rändern, dass die Rückenfläche des Stengels kaum noch sichtbar wird; die unteren Lappen der Blätter sind untergetaucht und decken sich nur ein wenig an ihrer Basis, so dass der Ventraltheil des Stengels mehr oder weniger vollständig freiliegt.

Bei der Entwicklung des Blattes wird schon mit dem ersten Theilungsschritt die Gliederung des Blattes eingeleitet, die Blattzelle wird schon hier in die beiden Blatthälften, den späteren Ober- und Unterlappen zerlegt. Die einzelnen Lappen entwickeln sich daher von Anfang an völlig getrennt von einander; in keinem derselben aber finden wir sofort einen an den allgemeinen Typus der Entwicklung des Farnblattes erinnernden Wachsthumsmodus, sondern es folgen zunächst in nicht näher zu bestimmender Reihenfolge Anticlinen und Periclinen, um erst später in ihrer Anordnung dem Typus des allgemeinen Randzellenwachsthums sich zu nähern, ohne dass jedoch dadurch die Bedeutung desselben für die Differenzirung und den Verlauf der Blattbündel gewonnen würde, wie dies bei der Entwicklung des Blattes der echten Filicineen in ausgeprägtester Weise der Fall ist (man vergl. Fig. 36), und es unterbleibt auch die den Farnblättern charakteristische schneckenförmige Einrollung des Blattes. Im Laufe der weiteren Entwicklung wird das junge Blatt nun sehr bald mehrschichtig; die äusserste Schicht wird zur Epidermis; es entsteht jedoch dadurch, dass die Innenseite des Blattes merklich concav wird, an der Basis derselben eine deutliche Grube, welche in Folge bedeutender Wucherung der dieselbe

umgebenden Epidermiszellen mit einer zweischichtigen Zellenlage überdacht wird und es bleibt nur über der Mitte der dadurch entstandenen Höhle eine enge Oeffnung übrig. Bei der Anlage dieser Ueberdachung der Höhlung beginnen die Epidermiszellen der Innenseite des Lappens in einem bestimmten Umkreise nahe der Basis sich schräg zur Oberfläche zu theilen und, sich über dieselbe erhebend, nach einem gemeinschaftlichen Mittelpunkte hin zu wachsen, so dass sie schliesslich um die mittlere Oeffnung strahlig angeordnet erscheinen. Die ganze Höhle ist demnach auch im Innern mit Epidermiszellen ausgekleidet, und hat, wie auch STRASBURGER hervorhebt, nichts gemeinsam mit den Luft- und Athemhöhlen, welche z. B. bei *Marchantia* angetroffen werden, da letztere Luftlücken im Parenchym sind. In unserem Falle dagegen haben wir eine äusserlich hinaufgebildete Höhlung vor uns, von deren inneren Zellen, welche ja wie die Entwicklungsgeschichte lehrt, ebenfalls Epidermiszellen sind, Trichombildungen ausgehen. Das Eigenartige dieser Höhlung wird aber noch erhöht durch *Nostoc*-schnüre, welche ausnahmslos in grosser Anzahl in derselben angetroffen werden. Sie gelangen bereits während der Entwicklung der Höhlung in dieselbe hinein, und finden sich auch stets um den Vegetationskegel, namentlich in der Krümmung seiner Rückenfläche.

Trotz der *Nostoc*-Parasiten gedeihen die *Azolla*pflänzchen ganz vorzüglich, und die Thatsache, dass in keiner der Blatthöhlungen die *Nostoc*vegetation fehlt, machen es wahrscheinlich, dass hier gegenseitige Anpassungserscheinungen vorliegen. Diese Vermuthung wird noch bestärkt durch das Vorkommen der *Nostoc*schnüre in den Blattohren von *Blasia*, deren eigenthümliche Ausbildung, wie LEITGEB (Unters. über d. Lebermoose. I.) nachgewiesen hat, nur dann erreicht wird, wenn sie durch *Nostoc* inficirt werden; bei Abwesenheit desselben werden sie dagegen bald functionsunfähig und sterben ab. Bei den Anthoceroteen siedeln sich die *Nostoc*colonien besonders in den Spaltöffnungen an, welche sich alsdann in Folge der Turgescenz, z. T. in Folge weiteren Wachsthums der Schliesszellen vollständig schliessen, so dass Intercellularräume gebildet werden, welche ihre Ueberdachung einer ähnlichen Wucherung der Epidermiszellen verdanken, wie die Höhlen von *Azolla*. Da jedoch die Bildung solcher Intercellularräume unterbleibt, wenn keine *Nostoc*-parasiten in die geöffnete Spalte hinein gelangen, so liegt die Vermuthung nicht fern, dass die Ursache der Epidermiswucherung nur auf die *Nostoc*colonien zurückzuführen ist und dass dieselben vielleicht auch bei der Bildung der Blatthöhlen der *Azolla* nicht ganz unbetheiligt sind. Selbst bei höheren Pflanzen findet sich in den Geweben *Nostoc*, wie z. B. in den Wurzeln von *Cycas* und *Gunnera*, wahrscheinlich, ohne auch hier zu schaden, jedoch sind die Beziehungen der Mutterpflanze zum Parasiten noch nicht aufgeklärt.

Entwicklung der Wurzel. — Die Wurzelinitiale, welche sich von den übrigen Zellen des Vegtationskegels äusserlich dadurch auszeichnet, dass in ihr die die übrigen Rindenzellen treffenden Theilungen ausbleiben, hat die Gestalt eines Prismas und grenzt nach innen zu mit ihrer breiten Basis an die Zellen, welche die primären Gefässe erzeugen. Von ihrem Scheitel wird sehr bald parallel zur Oberfläche eine den benachbarten Oberhautzellen an Höhe gleichende Zelle abgeschieden, welche darauf durch eine der ersten Theilungswand parallele Wand in eine äussere höhere und eine innere niedrigere zerlegt wird, so dass die Wurzelinitiale nun von zwei übereinander liegenden flachen Zellen bedeckt ist. In diesem Entwicklungsstadium bleibt die Wurzel zunächst stationär, hinter den übrigen Theilen der Pflanze zurück und hebt erst in dem Augenblicke kräftig zu wachsen an, in welchem die Differenzirung des Gefässbündels ihre Insertionshöhe erreicht. Alsdann treten in der Wurzelinitiale Scheidewände hervor, welche in ihrer Aufeinanderfolge sofort dasselbe Verhalten wie dreiflächig zugespitzte Scheitelzellen zeigen, so dass nach drei Theilungen bereits eine

tetraëdrische Scheitelzelle gebildet wird, wie bei den übrigen Filicineen. Während aber die Wurzeln der anderen Filicineen (man vergl. S. 246) nach je drei Segmenten durchschnittlich eine Kappe bilden, wird von der tetraëdrischen Scheitelzelle von *Azolla* überhaupt nur eine einzige Kappenzelle abgetrennt, die sich zur ersten und einzigen Wurzelkappe entwickelt, während gleichzeitig die beiden schon früher von der Wurzelinitiale abgeschiedenen Zellen, eine Art Scheide um die Wurzel bilden. Die äussere dieser beiden Zellen erfährt darauf ein ziemlich kräftiges Wachsthum und mehrfache Theilungen durch anticline Zellwände, die innere dagegen wird sehr bald desorganisirt, so dass die Scheide von der Wurzelhaube getrennt erscheint. Auch bei der weiteren Entwicklung der Wurzel wird die Scheide nur durch eine Zellenlage gebildet, dagegen die Kappenzelle sehr bald in zwei gleiche übereinanderliegende Zellen getheilt, welche im Verlauf des Wachsthums ebenso wie die Wurzelscheide durch anticline Theilungswände in mehrere Zellen zerfallen. Dass nur eine Kappe gebildet wird, findet, wie STARSBURGER hervorhebt, in dem Vorhandensein der äusseren Scheide seine Erklärung; dieselbe verhindert die Desorganisation und das Abwerfen der ersten Wurzelkappe und so wird ein Nachbilden derselben überflüssig; auch die Bildung von Nebenwurzeln unterbleibt hier vollständig.

Die voranstehenden Mittheilungen basiren allein auf den Untersuchungen STRASBURGER's, welcher allerdings nur die Entwicklungsgeschichte der Wurzel bei *Azolla filiculoïdes* verfolgen konnte; indessen dürfte es wol kaum zweifelhaft sein, dass auch den Wurzeln von *A. caroliniana* und *A. pinnata* eine gleiche Entwicklung zukommt und dieselbe im Wesentlichen auch für *A. nilotica* gilt, wo die Seitenwurzeln in Fascikeln von 6 bis 20 vereinigt sind, da dieselben nicht aus einander entspringen, sondern seitlich neben einander dem Stamme inserirt sind. STRASBURGER ist der Ansicht, dass bei *A. nilotica* vor Beginn der Wurzelbildung eine Theilung der Wurzelinitiale stattfindet, und dass sofort soviel Scheitelzellen aus derselben differenzirt werden, als später Wurzeln vorhanden sind, da alle im Fascikel vereinigten Wurzeln von Anfang an gleich weit entwickelt gefunden wurden und alle gemeinschaftlich von der einen Scheide umgeben werden. Diese Scheide wächst dann noch längere Zeit mit dem Fascikel fort, die einzelnen Wurzeln zusammenhaltend; das ganze Fascikel aber erscheint zunächst kegelförmig, dann spindelförmig, bis die Scheide durchrissen wird und die Wurzeln sich frei ausbreiten.

Bei *Azolla filiculoides* steht an allen Verzweigungsstellen ausnahmslos eine Seitenwurzel; bei *A caroliniana* und *pinnata* werden häufig einzelne Zweiginsertionen übersprungen, bei *A. nilotica* sind sogar häufig ganze Zweigsysteme ohne Wurzelbildung, andere hingegen regelmässig an sämmtlichen Verzweigungsstellen mit Wurzel-Fascikeln besetzt.

b. Salvinia. — Die Gattung *Salvinia*, deren Repräsentanten sich durch ihre bedeutendere Grösse von denen der *Azolla* äusserlich sofort unterscheiden, stimmt in dem Entwicklungsgange der vegetativen Organe und in dem Verzweigungsmodus der Sprossungen mehr mit *Azolla* überein, als man bisher anzunehmen geneigt war.

Der Vegetationskegel und die Entwicklung der seitlichen Organe. — Zur vorläufigen Orientirung der Wachsthumsverhältnisse von *Salvinia* sei hier Folgendes vorangeschickt. Die Blätter werden an dem Umfange des Vegetationskegels, mehrere Zellenlagen von seiner Spitze entfernt in ununterbrochener Reihenfolge angelegt, und zwar treten auf gleicher Höhe immer drei Anlagen zu Seitenorganen aus dem Gewebe des Vegetationskegels hervor. Der Stengel dieser Pflanze bildet somit eine aus zahlreichen Internodien bestehende Hauptachse, welche an ihren aufeinanderfolgenden Knoten dreigliederige Quirle von Seitenorganen trägt. Zwei von diesen ursprünglichen drei Anlagen entspringen auf dem Dorsaltheile (Oberseite) eines jeden Knotens und werden nach

dem allgemeinen Wachsthumsmodus des Filicineenblattes zu deutlich blattartigen Organen, den sog. Luftblättern (L), deren Spreiten nur mit ihrer Unterseite das Wasser berühren, während die dritte, gleich hohe Anlage, das Wasserblatt, von dem Ventraltheile (Unterseite) des Knotens ihren Ursprung nimmt und sich zu einem Büschel langer, ins Wasser herabhängender Organe ausbildet. Bei diesem unterbleibt also die Ausbildung zur Blattspreite; es treten vielmehr aus seinen in der Scheitelzelle gebildeten Segmenten Randzellen hervor, welche denselben Wachsthumsmodus wie die Hauptzipfel befolgen und daher zu gleichartig mit diesen gestalteten Seitenzipfeln sich ausbilden. PRINGSHEIM vergleicht demnach auch die verschiedenartige Ausbildung der Luftblätter und Wasserblätter mit der Entwicklung ungetheilter parenchymreicher und vieltheiliger parenchymarmer Blätter.

Eine derartige Anordnung der Blätter wird jedoch nicht sofort mit der embryonalen Entwicklung eingeleitet, sondern auf den Cotyledo (Schildchen) folgen erst noch zwei einzeln stehende Luftblätter, worauf erst die definitive Quirlstellung eintritt. Diese Erscheinung steht mit der Thatsache im Zusammenhange, dass die die Wachsthumsvorgänge zum Ausdruck bringenden, ersten Zelltheilungsfolgen des embryonalen Stammes nicht sofort den definitiven Verlauf nehmen, sondern erst nach dem dritten oder vierten Theilungsschritt (man vergl. hierfür pag. 216, die Anm.). Der alsdann eintretende und auch im Weiteren bei der erwachsenen Pflanze stetig fortdauernde Theilungsmodus ist bis zur Bildung der Segmente fast derselbe, welcher oben bei der Entwicklung des Vegetationskegels von *Azolla* geschildert worden ist; eine Abweichung tritt nur in der verschiedenen Reihenfolge hervor, welche die ersten vier in jedem Segment stattfindenden Theilungen innehalten. Die beiden ersten Theilungswände setzen am jungen Vegetationskegel von *Salvinia* in umgekehrter Reihenfolge an wie bei *Azolla*; die dritte Theilungswand nimmt dann wieder bei beiden Gattungen ungefähr denselben Verlauf, scheint jedoch bei *Salvinia* nicht so nahe an die Mediane heranzutreten wie bei *Azolla*, wogegen der vierte Theilungsschritt bei *Salvinia* durch anticline Theilungswände bezeichnet wird, welche jede durch die Theilungswand gebildete Segmenthälfte auf's Neue halbiren und den Hauptwänden der Segmente parallel verlaufen (F und G, Fig. 34). Erst der fünfte Theilungsschritt erfolgt analog dem vierten von *Azolla*, wie dies z. B. aus Fig. 35, C deutlich hervorgeht; jedoch ist bei *Salvinia* bereits mit dem vierten Theilungsschritt die Gliederung des Vegetationskegels so weit vorgeschritten, dass die Anlage der seitlichen Organe damit bestimmt ist.

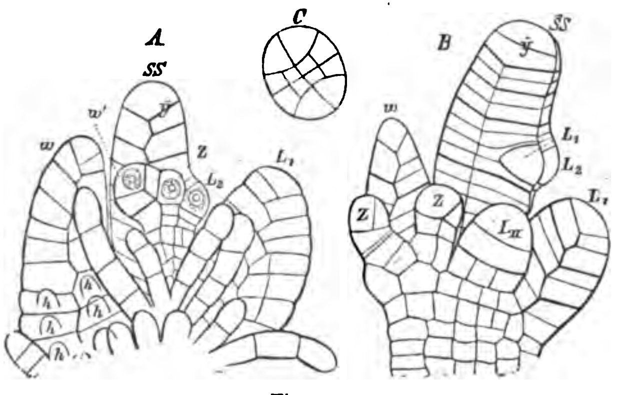


Fig. 35. (B. 71.)

Vegetationskegel von *Salvinia natans* nebst den jüngsten Blättern und Blattanlagen; nach PRINGSHEIM. — A Unter- oder Bauchseite, B linke Seite, C Querschnitt des Vegetationskegels (mit dem der *Azolla* völlig übereinstimmend, vergl. vorige Fig. E). — ss Stammscheitelzelle, y letzte Theilungswand derselben; w Wasserblatt, z dessen seitliche Zipfel; LL die Luftblätter, hh die Haare.

Die drei in gleicher Höhe des Vegetationskegels entstehenden Blätter nehmen von einer zur Achse des Stengels senkrechten Querscheibe ihren Ursprung, welche immer von zwei halben Segmenten gebildet wird, die in Folge der gegenseitigen Lagerung beider Segmentreihen des Vegetationskegels ein verschiedenes Alter und ungleichen Werth besitzen müssen. Jede solche Querscheibe besteht demnach aus der oberen Hälfte eines älteren und aus der unteren Hälfte eines jüngeren Segmentes; die Anlage der Blätter an dieser Knotenscheibe findet aber derart statt, dass das auf der Bauchseite entspringende Wasserblatt mit dem ihm näheren Luftblatt (von PRINGSHEIM das äussere Luftblatt benannt) aus der älteren, das vom Wasserblatt entferntere, das innere Luftblatt dagegen für sich allein aus der jüngeren Hälfte der Knotenscheibe hervortritt. Die Entstehung der drei Blätter eines Knotens erfolgt daher nicht gleichzeitig; das Wasserblatt wird stets zuerst angelegt, von den beiden Luftblättern aber ist das dem Wasserblatt nähere, also das äussere Luftblatt jünger, als das innere. Die durch diese Blattquirle gebildeten Internodien entsprechen der Höhe eines ganzen Segmentes und es ergiebt sich hieraus und aus der gegenseitigen Lagerung der beiden Segmenthälften, welche den Blattknoten bilden, dass die analogen Hälften der aufeinanderfolgenden Knoten eine entgegengesetzte Lage haben müssen, wie dies aus Fig. 34, F. deutlich hervorgeht. Wie bei allen Filicineen beruht auch bei *Salvinia* die Verzweigung des Stengels auf keiner Gabelung desselben, sondern nur auf der Bildung von Seitenknospen, von denen immer je eine an jedem Knoten entsteht, und zwar wie PRINGSHEIM angiebt, oberhalb des Wasserblattes, in dem Raume zwischen diesem und dem äusseren Luftblatt. Die erste Anlage der Seitenknospen ist allerdings von PRINGSHEIM nicht beobachtet worden, indessen ergiebt sich aus seiner Angabe, dass bei *Salvinia* keine wesentlichen Abweichungen von den analogen Vorgängen bei *Azolla* stattfinden können, und dass die in acropetaler Reihenfolge entstehenden Seitenknospen gemäss ihrer Anlage am Vegetationskegel ebenso wie die der *Azolla* als normale Bildungen aufzufassen sind; in ihrem Wachsthum und dem Zelltheilungsmodus gleichen die Seitenknospen der *Salvinia* ebenso wie die der *Azolla* völlig dem Hauptstengel. Zieht man hierbei in Betracht, dass auch bei *Salvinia* die von der Bauch- und Rückenseite entspringenden Sprossungen eine differente Ausbildung erhalten und, dass die Anlage der Seitenknospen eine in beiden Gattungen übereinstimmende ist, so leuchtet ein, dass auch bei *Salvinia* die dorsiventrale Verzweigung stattfindet.

Ausser diesen seitlichen Organen treten noch zweierlei Trichombildungen am Vegetationskegel hervor, von denen jedoch nur die durch ihre braune und zugespitzte Endzelle kenntlichen Haare beständig sind, während die andere Art der Haarbildungen nur an den jungen Theilen der Pflanzen auftritt und bald nach vollendeter Entwicklung des Theiles, auf welchem sie vorkommen, abfallen.

2. Marsiliaceen.

Der Vegetationskegel des Stammes und die Anlage und Anordnung der seitlichen Organe. — Bei den Marsiliaceen, von denen besonders *Marsilia* genauer studirt worden ist, tritt die Dorsiventralität des Stammes in gleicher Schärfe wie bei *Azolla* hervor, indem auch hier auf dem Dorsaltheile des Stammes die Blätter in zwei Reihen sich stellen, in denen sie alterniren, und die Wurzeln ebenfalls in zwei Reihen von dem Ventraltheile des Stammes

entspringen. Auch die Seitenknospen, von denen an jedem Blatte je eine entsteht, werden in ganz ähnlicher Weise wie bei *Azolla* an dem Vegetationskegel angelegt und treten also an dem unteren Rande der Blattachsel, d. h. an den Flanken des Stammes (bodenseits) auf. Trotz dieser grossen Uebereinstimmung finden wir hier an der Spitze des Vegetationskegels keine zweiflächig zugeschärfte Scheitelzelle wie bei den Salviniaceen, sondern eine von drei Anticlinen begrenzte, also dreiflächig zugespitzte tetraëdrische Scheitelzelle, und auch die Anlage der Blätter erfolgt nicht wie bei den Salviniaceen aus halben Segmenten der Scheitelzelle, sondern aus ganzen Segmenten. Die Orientirung der Scheitelzelle ist dabei die, dass zwei ihrer Seitenflächen seitlich und zugleich etwas geneigt nach oben gewendet sind, die dritte horizontal nach unten gestellt ist. Die Stammknospe erzeugt somit also fortdauernd an ihrer Spitze dreigliederige Cyklen von Abschnittszellen, die zwei dorsale und eine ventrale Reihe bilden. Aus jenen (aus den beiden oberen Segmenten) entstehen von Zeit zu Zeit (bei noch nicht ermitteltem Zahlenverhältniss der Internodialzellen) die alternirend zweireihig gestellten Blätter, während die ventrale Reihe (die untere Segmentreihe) nur Internodialzellen und sodann aus diesen die Wurzelanfänge liefert (HANSTEIN).

Wieviel solcher Internodialzellen entstehen, ehe auf ein gegebenes Blatt das nächste folgt, konnte HANSTEIN nicht feststellen, jedoch ist es kaum zweifelhaft, dass die Zahl der Zwischenzellen gemäss der temporären Ueppigkeit des Wachsthums eine veränderliche ist. Mit der Anlage neuer Blätter hält die neuer Wurzeln nicht nur Schritt, sondern überholt sie vielmehr in der Zahl bedeutend, und zwar schon in ganz jungen Pflanzen. Die zweite Wurzel tritt an dem Stamme so auf, dass sie in ihrer Richtung der des ersten Blattes (des Cotyledos) sich fast entgegensetzt, und nahezu unter der Basis des dritten erscheint. Aehnlich erscheinen die folgenden im Verhältniss zu den späteren Blättern, alsdann jedoch weniger regelmässig, weil meist Adventivwurzeln zwischen den älteren normalen Wurzeln hervortreten.

Die Entwicklung des Blattes. — Die Entwicklung des Blattes ist bei *Pilularia*, deren Blätter keine Spreite entwickeln, kaum eingehender untersucht worden; bei *Marsilia* dagegen, welche durch die deutlich viergliederige Spreite der Blätter ausgezeichnet ist, nimmt die Entwicklung derselben trotz der bedeutenden Verschiedenheit der äusseren Form im Allgemeinen denselben Gang, wie bei den Polypodiaceen und es mag daher, da insbesondere auch die Differenzirung der Blattnerven ebenfalls fast vollständig übereinstimmt, auf die ausführliche Darstellung der Entwicklung des Polypodiaceenblattes verwiesen sein. Bei der Anzucht aus Sporen jedoch hat sich herausgestellt, dass die Marsiliaceen vier verschiedene Abstufungen grüner laubartiger Blätter besitzen, nämlich 1. ein Keimblatt (Cotyledo), 2. untergetauchte Primordialblätter, welche nur eine einzige Spreite entwickeln und auf der Oberseite derselben Spaltöffnungen besitzen. 3. Schwimmblätter, deren Spreiten sich auf der Oberfläche des Wassers ausbreiten und ebenfalls nur auf der Oberseite Spaltöffnungen entwickeln, 4. Luft- oder Landblätter, welche sich ausserhalb des Wassers entwickeln, auf der Ober- und Unterseite Spaltöffnungen besitzen und in der Regel die allein fructificationsfähigen sind. Von der höchsten Stufe sinkt die Blattbildung unter Umständen zur dritten, ja sogar zur zweiten herab, um sich von Neuem zu erheben. Die Schwimmblätter sind vor den einfachen Primordialblättern durch lange dünne Stiele und in der Jugend eingerollte Spitzen ausgezeichnet. Bei niedrigem Wasserstand wachsen sie anfangs 2—3 Zoll hoch über das Wasser empor, aber bald sinken die schlanken Stiele, indem sie sich bogenartig rückwärts krümmen, nieder, so dass die sich entfaltenden Spreiten den Wasserspiegel gewinnen. Auch die auf

der Unterseite der Spreite befindlichen gelbbraun gefärbten Interstitialstreifen sind als eine Eigenthümlichkeit der Schwimmblätter anzusehen; sie haben ihren Sitz in der Haut des Blattes, deren Zellen sich an diesen Stellen durch eine mehr oder weniger intensiv goldbraune Färbung der etwas verdickten Wand vor den farblosen Zellen der Umgebung auszeichnen und keine Spaltöffnungen besitzen.

Auch bei den Landblättern, welche durchweg viertheilig sind, finden sich deutliche Interstitialstreifen, dieselben sind jedoch nicht goldbraun gefärbt, wie die der Schwimmblätter und haben ihren Sitz auch nicht in den Hautzellen der Unterseite, sondern im Mittelgewebe des Blattes, wo sie durch langgestreckte, ziemlich dickwandige Sclerenchymzellen von glasartigem Ansehen und eigenthümlichen Glanze erzeugt werden. Die Spreite der Landblätter ist in der Regel etwas kleiner als die der Schwimmblätter, die Stiele dagegen sind starrer und von festerem Bau als die der Schwimmblätter und somit geeignet, sich aufrecht zu erhalten und die Spreite frei empor zu tragen. Eine weitere Eigenthümlichkeit der Landblätter dagegen, welche, wie Braun schon hervorhebt, genauer beobachtet zu werden verdient, ist der periodische Schlaf derselben, während dessen die Blätter sich wieder zusammenlegen, indem sie in die Knospenlage zurückkehren, und es scheint die Dauer des Schlafes eine ziemlich constante zu sein, so dass die Arten, welche die Blättchen Morgens am frühesten entfalten, dieselben am Abend auch wieder am frühesten zusammenlegen.

Manche *Marsilia*-Arten, wie z. B. *M. hirsuta* und *vestita* entwickeln unvollkommene Schwimmblätter, denen auch die Interstitialstreifung gänzlich abgeht. Unter den *Marsilia*-Arten dagegen, welchen vollkommene Schwimmblätter zukommen, sind, wie Braun mittheilt, manche mehr, manche weniger geneigt, auch noch in späterer Lebenszeit bei Ueberfluthung Schwimmblätter hervorzubringen. Als Beispiel für die Schnelligkeit, mit welcher die Umwandlung der Landform in die Wasserform vor sich geht, theilt Braun eine an *M. pubescens* gemachte Beobachtung mit. Am 7. August wurde ein Rasen dieser Pflanze etwa 20 Centim. unter Wasser gesetzt; schon am 20. August hatten sich 10 Centim. lange, strahlig sich ausbreitende Ausläufer gebildet und es waren über 50 Schwimmblätter, die theils an den Ausläufern, theils mitten aus dem Rasen an der Spitze noch nicht verlängerter Zweige entsprangen, an der Oberfläche angelangt, wo sie die von 20 Centim. langen schwankenden Stielen getragenen Spreiten ausgebreitet hatten. Die Luftblätter waren in der Tiefe unverändert geblieben und starben in der Folge nach und nach ab.

Die einzige in Deutschland einheimische Art ist *M. quadrifolia*; sie bedarf einer jährlich wiederkehrenden Wasserbedeckung, wie die fortgesetzte Cultur im Trockenen, welche Sterilität zur Folge hat, beweist. Die australische *Marsilia hirsuta* dagegen vermag eine lange Periode der Dürre, wie sie dem aussertropischen australischen Klima eigen ist, lebend zu überdauern. Sie besitzt eigenthümlich knollenartig anschwellende Achselsprosse an den zum Theil unterirdischen und dann sterilen Rhizomen; Knollensprosse, welche sich, wie der Versuch gezeigt hat, bei lange andauernder Trockenheit lebend und entwicklungsfähig zu erhalten, während alle andern Theile der Pflanze völlig absterben. Ueber die Cultur dieser Pflanze schreibt Braun, dass eine mit einem dichten Rasen dieser Art erfüllte flache Schale von Ende October bis Anfang Mai des nächsten Jahres, also über 6 Monate lang ohne jede Wasserbenetzung in einem möglichst trockenen Raume aufbewahrt worden und dem Anscheine nach völlig abgestorben war, so dass kaum eine Spur derselben an der Oberfläche der Erde wahrgenommen werden konnte; aber in Folge blossen Begiessens, ohne vollständige Wasserbedeckung, entwickelten sich im Laufe des Mai allmählich die unterirdischen Knöllchen und ein reich fructificirender Rasen überzog im Laufe des Sommers von Neuem die Schüssel. Diese knollenartigen Ruheknospen, welche in ihrem Vaterlande ohne Zweifel während der Dürre des Sommers ihre Ruhezeit antreten, haben die gewöhnliche Stellung der Zweige an der unteren Seite des Blattstielgrundes; die grösseren sind fiederartig gelappt und von fast traubigem korallenartigen Ansehen, oberflächlich an die Rhizome von *Corallorhiza* und *Epipogon* erinnernd. Sie sind von fleischiger Consistenz, mit anliegenden Spreuhaaren bedeckt

und zeigen auf der Oberseite zweireihig angeordnete, fest angedrückte, plattconische Blattrudimente, welche BRAUN als Niederblätter auffasst. Da unter diesen Blattgebilden an den Seiten der Hauptachse des Knöllchens Seitenachsen in Form von abgerundeten Höckern hervortreten, an welchen wiederum Niederblattansätze sichtbar sind, so nennt BRAUN diese Knöllchen zusammengesetzte Niederblattsprosse.

Die Entwicklung der Wurzel. — Die Entwicklung der Wurzel nimmt keine wesentlichen Abweichungen von dem auf S. 246 beschriebenen allgemeinen Entwicklungsgange, es sei desshalb auf diesen verwiesen. Es möge desshalb nur bezüglich der Ausbildung des Rindenkörpers noch hervorgehoben werden, dass die Epidermis und die äussere Rinde durchaus einschichtig bleiben und letztere selbst bei dicken Wurzeln nur hier und da pericline Theilungen erfährt. In den Zellen der inneren Rinde dagegen finden zahlreiche pericline Theilungen statt, welche in centripetaler Folge vor sich gehen und es treten bei *Marsilia* zwischen je vier aneinanderstossenden Zellen der inneren Rinde Intercellulargänge auf, die äusserst regelmässig in radiale Reihen und concentrische Kreise geordnet sind. Die des äussersten Kreises (die nach aussen von der äussersten Rinde begrenzten) vergrössern sich sehr rasch und vereinigen sich mit denen des nächstfolgenden Kreises zu weiten, in radialer Richtung verlängerten Gängen, während die zwischen liegenden Zellen derselben Rindenschicht meist noch pericline Theilungen erfahren. Die zwischen je zwei benachbarten Luftgängen hierbei gebildeten Scheidewände sind bei etwas älteren Wurzeln leiterförmig durchbrochen, in Folge dessen die grossen Luftgänge überall in Communication mit einander stehen. Die Verzweigungen der Wurzeln sind sehr zahlreich und den diarchen Gefässsträngen entsprechend zweizeilig gestellt; sie werden schon sehr früh angelegt und stehen anfangs sehr dicht gedrängt.

3. Hymenophyllaceen, Polypodiaceen, Cyatheaceen, Schizaeaceen, Gleicheniaceen, Osmundaceen, Marattiaceen.

Die übrigen Filicineen sind morphologisch noch nicht so genau untersucht, wie die Salviniaceen und die Marsiliaceen, so dass eine gesonderte Schilderung der einzelnen Familien immer nur eine lückenhafte sein könnte; es erschien daher geeigneter, im Nachfolgenden zunächst die Hymenophyllaceen, Cyatheaceen, Polypodiaceen, Schizaeaceen, Gleicheniaceen, Osmundaceen und Marattiaceen zusammenzufassen, die Ophioglosseen dagegen mit Rücksicht auf die bei ihnen hervortretenden wesentlichen Abweichungen getrennt zu behandeln. Aber auch hier treten in der äusseren Gestalt bedeutsame Verschiedenheiten hervor, welche sowol in der Ausbildung des Stammes, als in der Gestaltung der Blätter zum Ausdruck gelangen, wie dies bereits bei einem oberflächlichen Vergleich der säulenförmigen Form des Stammes der Baumfarne mit dem kriechenden oder schlingenden Rhizom einiger Polypodiaceen und Gleicheniaceen zur Genüge einleuchtet. *Polypodium scandens var. Billardieri* z. B. repräsentirt in Australien und auf den Aucklandsinseln gewissermassen die Lianen unter den Farnen; von Stamm zu Stamm klettert es im dichten Urwalde weiter und umstrickt alte Stämme so, dass diese, obwol vermorscht und leicht umbrechend, doch von dem sie umschliessenden Farn wie von einer Röhre gehalten werden.

Der Vegetationskegel und die Anlage der Blätter und Seitenknospen. — Bei den hier zu erörternden Familien folgen dem Wachsthum des Stammscheitels ausnahmslos zunächst nur anticline Theilungswände, durch

welche eine dreiflächig zugespitzte Scheitelzelle (vielleicht nur mit Ausnahme der Hymenophyllaceen) gebildet wird.

Eine bis auf die embryonalen Wachsthumsvorgänge zurückgreifende Entwicklungsgeschichte besitzen wir nur von der Gattung *Ceratopteris* (Kny, die Entwicklung der Parkeriaceen; Nova acta d. Kais. Leopold. Ak., 37. Bd., 4), deren langgestreckter Vegetationskegel an und für sich schon sehr geeignet ist für die Erkennung der Organanlagen, welche daher zunächst erörtert werden mögen. Von Anfang der Entwicklung an wird bei dieser Gattung der Scheitel der Stammknospe von einer dreiseitig zugespitzten Scheitelzelle eingenommen, deren Segmente in acropetaler Folge je ein Blatt erzeugen, so dass die Blätter eine Spirale verfolgen, welche jedoch eine constante Drehungsrichtung nicht innehält, und von Kny sogar fast ebenso oft links, als rechts aufsteigend gefunden wurde.

Die Erscheinung, dass aus jedem Segment der Scheitelzelle eine Blattanlage hervorgeht, ist jedoch im Gebiet der Filicineen eine sehr seltene, und auch bei *Osmunda*, für welche ich früher geneigt war, eine gleiche Anordnung der Blätter wie bei *Ceratopteris* anzunehmen, findet sich ein anderer Verzweigungsmodus, auf welchen ich jedoch erst nach weiteren Untersuchungen ausführlicher eingehen kann.

Die Anlage von Seitenknospen scheint nach Kny bei *Ceratopteris* gänzlich zu unterbleiben und die Knospenbildung überhaupt sich nur auf die Adventivknospen der Blätter zu beschränken, welche besonders häufig auf den Schwimmblättern hervortreten, wo sie auf der Oberfläche des Blattes über einem Leitbündel ihren Ursprung nehmen.

Der Bau des Vegetationskegels von *Ceratopteris* ist ein radiärer, da an seinem ganzen Umfange Blätter und (man vergl. weiter unten) Wurzeln erzeugt werden. Auch bei anderen Farnen der oben genannten Familien findet man häufig den Bau des Stammes ausgeprägt radiär, obwol es auch zahlreiche Beispiele giebt, bei denen der Stamm dorsiventral gebaut ist, und es ist jedenfalls bemerkenswerth, dass oft innerhalb einer und derselben Gattung, wie z. B. bei *Trichomanes*, eine Uebereinstimmung in der Anlage seitlicher Organe nicht stattfindet, so dass einzelne Arten deutlich radiär, andere dorsiventral gebaut sind. In dem letzteren Falle ist an dem Rückentheile des Stammes das Rindenparenchym in bedeutenderer Mächtigkeit entwickelt, als an dem ventral gelegenen Theile, und die Anordnung des Gefässbündelsystems bietet nicht unwesentliche Modificationen von demjenigen Typus, welcher bei den radiär gebauten Farnen am häufigsten ausgebildet ist.

Ausser bei *Ceratopteris* fehlen in dem ganzen weiten Gebiet der Filicineen nur bei den Ophioglossen und den Marattiaceen (ausgenommen *Danaea*) echte Seitenknospen, d. h. solche Knospen, welche als seitliche Anlagen wie bei den Phanerogamen, Marsiliaceen und Salviniaceen von dem Meristem des Vegetationspunktes ihren Ursprung nehmen. Die Bedeutung solcher Knospen für die allgemeinen Wachsthumserscheinungen leuchtet jedoch schon daraus ein, dass auf ihre Ausbildung allein die Verzweigung des Stammes zurückzuführen ist und daher auch bei den Marattiaceen (*Danaea* ausgenommen) und den Ophioglosseen eine Verzweigung noch nicht beobachtet worden ist.

Die Anlage der Seitenknospen ist allerdings bei den einzelnen Gattungen, z. Th. sogar bei den einzelnen Arten eine verschiedene, entspricht jedoch bei den radiär gebauten Stämmen der Farne der allgemeinen radiären Anordnung. Die Seitenknospen der radiären Farne entspringen bei der Mehrzahl der untersuchten Arten entweder von dem Rücken der Blattbasen, oder seitlich von denselben,

in welchem letzteren Falle sie bald oberhalb, bald unterhalb der Blattanlagen, seltener neben denselben von dem Vegetationskegel ihren Ursprung nehmen. Noch seltener aber scheint bei den ausgeprägt radiären Farnen die Insertion der Seitenknospen sich der den Phanerogamen eigenthümlichen axillären Anlage zu nähern und es folgt auch nicht immer der Anlage eines Blattes diejenige einer Seitenknospe.

Bei vielen radiären Farnen trifft man nur neben einem kleinem Theil der Blätter Seitenknospen an, so z. B. bei *Acrostichum Preslianum, Pteris hastata, Blechnum volubile, attenuatum, Asplenium Serra, bulbiferum, esculentum, Woodwardia caudata, Phegopteris divergens, vulgaris, Dryopteris, Aspidium filix mas, decompositum, Cystopteris fragilis, Osmunda regalis* u. s. w.

Gerade das umgekehrte Verhältniss tritt häufig bei den dorsiventralen Farnen hervor, indem nicht selten ein jedes Blatt in seiner Achsel genau in der Weise, wie es bei den Phanerogamen die Regel ist, eine Knospe trägt. So besonders bei einer grossen Anzahl von Hymenophyllaceen, während bei anderen Arten derselben Familie und bei den Davallien Uebergänge vorkommen von achselständigen Knospen zu solchen, die vorn und unten von der Blattachsel entspringen. Bei vielen dorsiventralen Repräsentanten der Cyatheaceen, Schizaeaceen und Polypodiaceen dagegen bringt nur ein Theil der Blätter Knospen hervor, wobei fast nie eine axilläre Anlage der Knospen stattfindet.

Bei einigen Hymenophyllaceen, z. B. *Hemiphlebium muscoides* stimmt die Verzweigung fast bis auf die Einzelheiten mit *Azolla* überein, so dass auch das erste Blatt der Seitenknospe, wie bei *Azolla* auf der dem Tragblatte abgewendeten Seite angelegt wird; man könnte daher wol zu der Annahme berechtigt sein, dass die dorsiventrale Verzweigung ebenfalls in analoger Weise wie bei *Azolla* schon am Vegetationskegel angelegt wird. Dagegen muss es auffallen, dass, wie auch Goebel hervorhebt, bei anderen Farnen die dorsiventrale Stellung ihrer seitlichen Organe aus einer ursprünglich radiären Anordnung hervorgeht. So bei *Polypodium vulgare* und *aureum*, deren Blätter ursprünglich zu beiden Seiten des kriechenden Stämmchens stehen, auf dem Dorsaltheile des Stammes aber nachträglich einander genähert werden durch überwiegendes Dickenwachsthum des Ventraltheiles des letzteren. Weitere Untersuchungen über die Entwicklung der seitlichen Anlagen dorsiventral verzweigter Farne würden daher äusserst erwünscht sein.

Die Verzweigung des Stammes, resp. die Endverzweigung desselben ist nicht auf eine Gabelung (Dichotomie) des Vegetationskegels zurückzuführen, wie Hofmeister und Stenzel glaubten, sondern auf die Entwicklung der Seitenknospen, wie bereits von Mettenius hervorgehoben und neuerdings von Prantl an einheimischen Farnen (*Cystopteris montana, Phegopteris vulgaris, Dryopteris, calcarea)* nachgewiesen worden ist. Bei *Cystopteris montana*, deren Blätter an dem weithin kriechenden Rhizom (Stengel) ziemlich weit von einander entfernt, zumeist nach der Divergenz $\frac{2}{5}$ stehen, finden sich wie bei den übrigen Farnen Seitenknospen an der Blattbasis. In ihrer weiteren Ausbildung bleiben sie hinter dem Hauptspross sichtlich zurück, so dass die Seitenzweige durch ihre schwächere Entwicklung deutlich von dem Hauptspross zu unterscheiden sind. Bisweilen aber treten sogar je zwei Sprosse an einer Blattinsertion hervor, der eine an der kathodischen, der andere an der anodischen Seite der Blattachsel, und es leuchtet ein, dass bei einem solchen paarweisen Auftreten der Seitensprosse von einer Gabelung des Stammes nicht die Rede sein kann. Die Spirale der Seitensprosse beginnt, gleichviel ob dieselben einzeln oder paarweise angelegt werden, dann, wenn das erste Internodium sehr gestreckt ist, mit einer niedrigeren Divergenz, als die des Hauptsprosses, nämlich mit der Divergenz $\frac{1}{3}$, mit gleicher, d. h. also mit der Divergenz $\frac{2}{5}$, dagegen, wenn das erste Internodium nicht zu sehr verlängert ist; im letzteren Falle ist demnach das erste Blatt um

$\frac{2}{5}$ des Umfanges vom Tragblatte entfernt. Obwol nun also die Spirale des Seitensprosses der des Hauptsprosses sich ganz unmittelbar anschliesst, ist sie der letzteren keineswegs immer homodrom, sondern ebenso oft auch antidrom, ohne dass hierin eine Gesetzmässigkeit erkannt werden könnte.

Wenn es nun unzweifelhaft ist, dass in den eben erwähnten Fällen die Verzweigung allein auf die Entwicklung der Seitenknospen zurückzuführen ist, so treten doch auch Wachsthumsverhältnisse hervor, wo es in der That den Anschein hat, dass die Verzweigung durch eine Gabelung des Vegetationskegels hervorgebracht worden sei, so z. B. regelmässig bei den einheimischen *Phegopteris*arten und vereinzelt auch bei *Cystopteris montana.* Indessen hat PRANTL auch für diesen Fall einer derartigen scheinbaren Dichotomie durch die Beziehungen der Blattspirale des Gabelsprosses zu dem Tragblatt desselben nachgewiesen, dass dieselbe nicht auf eine Gabelung des Vegetationskegels, sondern nur auf eine, wenn auch besonders kräftige Ausbildung der Seitenzweige zurückzuführen ist, während das Wachsthum der Hauptachse erlischt. Ein Rest derselben erscheint bisweilen als kleines Spitzchen in der Gabelung und die anatomische Untersuchung ergiebt, dass unter der Gabelungsstelle eine deutlich erkennbare Störung in der regelmässigen Anordnung des Maschennetzes der Fibrovasalstränge stattgefunden hat.

Unter den radiär gebauten Farnen, deren Stämme nur geringe Dimensionen erreichen, führt METTENIUS bei *Blechnum hastatum* den bemerkenswerthen Fall an, dass an jedem Blatte eine Knospe zur Entwicklung gelangt, welche unmittelbar unter der Mittellinie der Basis der rosettenartig zusammenhängenden Blätter entsteht und zu einem ausläuferartigen Spross auswächst. Wie bei anderen Arten der Gattung *Blechnum*, z. B. *Bl. occidentale, australe, alpinum,* entwickelt ein derartiger Spross zunächst nur entfernter stehende Blätter, weiterhin dagegen an seinem sich aufrichtenden Ende wieder eine Rosette von Laubblättern, wenngleich bei den zuletzt genannten Arten die Knospen nur spärlicher auftreten. Bei einer Anzahl von Baumfarnen geht die Knospenanlage unmittelbar unter der Blattbasis aus dem Stamme hervor, seltener aus dem Rücken des Blattgrundes; ersteres bei z. B. *Cibotium Schiedei, Alsophila aculeata,* während beide Modificationen der Knospenanlage bei *Alsophila pruinata* beobachtet worden sind, welche letztere auch insofern ausgezeichnet ist, dass einem jedem Blatte derselben eine Knospe entspricht. Bei der Familie der Hymenophyllaceen endlich ist es ganz allgemein verbreitet, dass einem jeden Blatte stets eine Seitenknospe zukommt, mag die Verzweigung auf den radiären oder auf den dorsiventralen Typus zurückgeführt werden.

In der Familie der Marattiaceen ist eine Verzweigung des Stammes nur bei *Danaea trifoliata* (HOLLE, Vegetationsorgane d. Maratt. Bot. Ztg. 1876) beobachtet worden, deren Stamm ziemlich gestreckt ist, während der radiär gebaute, knollenförmige Stamm von *Marattia* und *Angiopteris* sich nie verzweigt und ein sehr gestauchtes Wachsthum hat, so dass der Vegetationspunkt stets gänzlich von den Blättern verdeckt wird. Auch bei *Kaulfussia* ist eine Verzweigung des Stammes bis jetzt noch nicht beobachtet worden, obgleich derselbe ein unterirdisch kriechendes Rhizom darstellt, welches wie bei *Polypodium vulgare* auf der Oberseite die Blätter, auf der Unterseite die Wurzeln erzeugt. Bezüglich der Ophioglosseen, bei denen eine Verzweigung des Stammes überhaupt nicht stattfindet, wolle man die specielle Darstellung dieser Familie vergleichen.

Adventivknospen. — Adventivknospen, d. h. alle diejenigen Knospen, welche von keinem Vegetationspunkt ihren Ursprung nehmen (vergl. S. 239), werden bei den Filicineen mitunter angetroffen, sind jedoch ausser bei den Ophioglosseen nur an die Blätter gebunden. An der Mutterpflanze treten sie am deutlichsten hervor, wenn sie einen Complex knospenartig eingerollter Blätter

bilden, welche die Stammknospe umgeben. Dadurch, dass sie die Fähigkeit besitzen, sich zu einem der Mutterpflanze gleichen Pflanzenkörper auszubilden, der sich früher oder später von dem Mutterorgan trennt, dienen sie der ungeschlechtlichen, rein vegetativen Vermehrung mancher Farne.

Die an der Lamina des Blattes auftretenden Adventivknospen, welche neuerdings von HEINRICHER (Sitz. Ber. d. Akad. d. Wiss. z. Wien, Juli 1878) bei *Diplazium celtidifolium, Asplenium viviparum, bulbiferum* und *Belangeri* studirt worden sind, entstehen bei den letzteren beiden Arten auf der Unterseite der Lamina, bei den ersteren beiden auf der Oberseite. Bei allen vier genannten Arten jedoch sind die Adventivknospen an den Verlauf der Blattnerven gebunden und werden an dem Blatte in acropetaler Folge angelegt; bezüglich ihres Ursprungs bestätigt auch HEINRICHER die zuerst von HOFMEISTER beobachtete, völlig exogene Entstehung derselben. Die jüngsten, bis jetzt bei *Asplenium Belangeri* beobachteten Stadien der Adventivknospen sind auf eine mehr oder weniger sich hervorwölbende Protuberanz zurückzuführen, bei deren ersten Wachsthum nur die oberflächlichen Zellen des Mutterorgans in der Richtung der Wachsthumsachse der Protuberanz erheblich gestreckt werden. Im Laufe dieser Entwicklung wird diese Hervorwölbung zu dem Stammscheitel der Adventivknospe ausgebildet, welcher somit den Wachsthums- und Theilungsmodus des Stammscheitels der erwachsenen Pflanze annimmt und auch mit derselben in der Anlage und Entwicklung der seitlichen Organe übereinstimmt. Bei *Ceratopteris* werden die Adventivknospen in den Blattwinkeln angelegt, und entstehen selbst dann sehr leicht, wenn das Blatt von der Pflanze losgelöst in einem feuchten Raume sich selbst überlassen wird. Bei einigen tropischen Farnen, wie besonders bei *Woodwardia radicans* bildet sich an der Spitze des langen bis zur Erde herabhängenden Blattes sehr häufig eine Adventivknospe, deren Wurzeln sehr bald in die Erde eindringen, so dass dicht neben der Mutterpflanze neue Sprosse gebildet werden, welche mit derselben oft noch längere Zeit in Verbindung bleiben. Ueber die höchst eigenthümlichen Adventivknospen der Marattiaceen wolle man S. 275 vergleichen.

Die blattstielbürtigen Knospen mehrer Farne, z. B. *Pteris aquilina* und *Aspidium filix mas* sind von HOFMEISTER ebenfalls als Adventivknospen bezeichnet worden, entsprechen jedoch der im Eingange dieses Kapitels gegebenen Definition adventiver Bildungen nicht völlig, da sie ihren Ursprung nicht von älteren, bereits mehr oder weniger in Dauergewebe übergegangenen Gewebepartieen nehmen, sondern nach den Angaben, welche HOFMEISTER selbst giebt, lange vor der Anlage der Wedelspreite und vor der Differenzirung der Fibrovasalien erzeugt werden. Obgleich wir jedoch über ihre erste Anlage nicht völlig genau unterrichtet sind, so mögen sie doch an dieser Stelle Erwähnung finden, da sie auch nicht als echte Seitenknospen, welche von dem Vegetationspunkt des Stammes ihren Ursprung nehmen, aufgefasst werden können. Namentlich gilt dies unter den einheimischen Farnen von *Aspidium filix mas*, dessen blattstielbürtige Knospen nicht wie bei anderen Farnen dicht am Grunde des Blattstiels, sondern ziemlich hoch über der Insertion desselben entspringen. Diese Knospen bewurzeln sich bald nach der Anlage der ersten Blätter und wachsen zu selbständigen Pflanzen aus, welche sich von der Mutterpflanze erst dann vollständig trennen, wenn der Blattstiel, von dem sie entspringen, sich von derselben loslöst. Endlich mögen auch noch die höchst eigenthümlichen Knospen einiger *Nephrolepis*-Arten, besonders *N. undulata* und *tuberosa* hervorgehoben werden, welche an dem mit dem Stamme verschmolzenen, ihn berindenden

Basaltheile des Blattstiels, scheinbar am Stamme selbst, entstehen. Dieselben bilden sich zunächst zu langen, dünnen, mit Spreuschuppen spärlich besetzten Stolonen aus, welche an ihrem Ende zu länglichen, etwa 2 Centim. langen Knollen anschwellen; darauf erlischt die Vegetation der Endknospe, deren Scheitelwachsthum mit dem der Mutterpflanze übereinstimmte und die Knolle treibt aufs Neue zahlreiche Knospen, welche entweder sofort zu einem den Adventivknospen der meisten übrigen Farne gleichen, beblätterten Pflanzenkörper sich entwickeln, oder wiederum zu Stolonen auswachsen, während die Mutterknolle nach der Entwicklung dieser Sprosse zu Grunde geht.

Anlage der Wurzeln. — Die erste Anlage der Wurzel ist fast durchweg eine völlig endogene und nur in einzelnen Fällen sind Zweifel an der endogenen Natur der Wurzel erhoben worden. So z. B. bei *Ceratopteris thalictroides*, bei welcher nach Kny die erste Anlage der Wurzel stets auf eine Zelle dicht unterhalb der Epidermis zurückzuführen ist, und die letztere also an dieser Stelle die erste Schicht der Wurzelhaube darstellt (man vergl. hierfür den betr. Passus über *Selaginella)*. Ihrer Stellung nach sind die Wurzeln von *Ceratopteris* an die Blätter gebunden, so dass unterhalb eines jeden Blattes oft fast ein Internodium von demselben entfernt eine primäre Wurzel entspringt, über deren weitere Beziehungen zu dem zugehörigen Blatt wir jedoch nicht unterrichtet sind. Bei anderen radiär verzweigten Polypodiaceen dagegen besteht eine deutliche Beziehung der Wurzeln zu den Blättern, so nach Conwentz fast ausnahmslos bei denjenigen einheimischen Farnen, deren Stammskelet nur aus Blattspuren zusammengesetzt wird, und es sind hier wie überhaupt bei allen radiär verzweigten Farnen die Wurzeln rings um den Stamm angeordnet.

Die Blätter dieser Farne sind entweder zweispurig, mehrspurig oder einspurig gebaut; im ersteren Falle *(Cystopteris, Asplenium, Struthiopteris, Blechnum, Scolopendrium)* biegen die beiden Blattspuren (Fibrovasalstränge des Blattes) schräge in den Stamm ein und nähern sich einander, bis sie sich endlich berühren. Nachdem darauf an der Vereinigungsstelle ein Wurzelstrang angesetzt hat, weichen die beiden Blattspuren wieder auseinander und lenken einzeln je in die benachbarte Spur der tieferstehenden Blätter ein: zu einem jeden Blatte gehört also je eine Wurzel. Bei den Farnen mit mehrspurigen Blättern dagegen *(Aspidium* und *Polystichum*, mit Ausnahme von *Polystichum Thelypteris)* gehören mehrere Wurzeln zu jedem Blatte. Die Blattspuren sind hier bilateral-symmetrisch vertheilt und legen sich dementsprechend zu zwei zusammengesetzten Strängen an einander, welche sich in ihrem weiteren Verlauf und ihrer Beziehung zum Wurzelstrange genau so verhalten, wie die eben geschilderten einfachen Fibrovasalstränge der zweispurigen Blätter und es tritt nur der Unterschied hervor, dass hier an der Vereinigungsstelle der Blattspuren nicht eine, sondern wenigstens zwei Wurzelstränge ansetzen; dieselbe treffen die Blattspuren in verschiedener Höhe, der eine an der Vereinigungsstelle derselben, der andere tiefer. — Für die einspurigen Blätter endlich liefert von einheimischen Farnen *Osmunda* das einzige Beispiel, bei welcher zu jedem Blatte zwei Wurzeln gehören. Aus dem Blatte lenkt hier ein rinnenförmiger Strang ein, welcher an die benachbarten anlehnt; an der Vereinigungsstelle setzt aber beiderseits ein Wurzelstrang an. Etwas tiefer jedoch theilt sich die Blattspur in zwei und jeder Strang setzt seitlich an den unteren an.

Bei denjenigen radiär verzweigten Farnen dagegen, in deren Stammskelet zwischen den Blattspuren noch Querstränge auftreten, lassen sich keine bestimmten Beziehungen zwischen Blättern und Wurzeln nachweisen; aber auch hier werden die Wurzeln ringsum am Stamm angelegt.

Auch bei diesen Farnen kann man nach Conwentz drei Kategorien unterscheiden, je nachdem die Blätter derselben mehrspurig, zweispurig oder einspurig sind. Für den ersten Fall ist die durch einen doppelten Gefässbündelkreis (man vergl. weiter unten) von allen anderen einheimischen Farnen ausgezeichnete *Pteris aquilina* der einzige Repräsentant, deren Wurzelstränge ausschliess-

lich an die Gefässbündel der äusseren Zone ansetzen. Einspurige Blätter finden sich ebenfalls nur bei einem einzigen einheimischen Farnkraut, *Allosurus*, dessen Rhizom eine fast senkrechte Richtung annimmt; obgleich aber in jedem Internodium sich mehrere Wurzeln befinden, zeigen sie dennoch keine deutliche Beziehung zu den Blättern. Bei den Farnen dagegen, deren Blätter zweispurig sind, verläuft das Rh:.om horizontal; so bei *Phegopteris polypodioides*, *Dryopteris* und *Polystichum Thelypteris*, deren Wurzeln gänzlich ausser Beziehung zu den Blättern stehen. Bei *Ph. Dryopteris*, deren zwei Blattspuren sich im Stamme stets aneinander lehnen, setzt allerdings an der Vereinigungsstelle der Centralcylinder einer Wurzel an, dasselbe findet aber auch an anderen Stellen des Stengels statt, an welchen eine Beziehung zur Blattspur vorhanden ist.

Bei den dorsiventralverzweigten Farnen, von denen hier *Polypodium vulgare* als Beispiel dienen mag, wird das Stammskelet der dorsalen Seite aus den Blattspuren zusammengesetzt, das der ventralen Seite dagegen aus stammeigenen Strängen, an welche die Wurzeln ansetzen. Die stammeigenen Stränge differenziren sich unterhalb des Vegetationspunktes zunächst als procambiale Stränge, welche sich sehr früh zu Fibrovasalien ausbilden und den ventralen Theil des horizontal kriechenden Rhizoms der ganzen Länge nach durchziehen. An den Stellen, welche den Blattansätzen des Dorsaltheiles gegenüberliegen, gabeln sich nach CONWENTZ die Stränge und je zwei convergirende Hälften vorher getrennter Stränge setzen sich nun zu einem neuen zusammen. Es entstehen auf diese Weise sechsseitige, sehr in die Länge gezogene Maschen, welche in den aufeinanderfolgenden Internodien alterniren; innerhalb eines jeden Internodiums setzt eine Wurzel an je einen der stammeigenen Stränge an.

Bei den Marattiaceen (*Angiopteris* und *Marattia*) entspringen die Wurzeln bereits dicht unter dem Vegetationspunkt (Fig. 37), und zwar wie es scheint wenigstens je eine an der Basis eines jeden Blattes (bei *Angiopteris* nach HOLLE wahrscheinlich zwei); sie wachsen, ohne sich zu verzweigen, etwas schief abwärts, durch das Grundgewebe des Stammes und die noch stehengebliebenen Basalportionen älterer Blätter hindurch, um endlich tief unter ihrer Ursprungsstelle die Rinde zu durchbrechen; erst nachdem sie in die Erde eingedrungen sind, scheinen sie die Fähigkeit zu besitzen, sich zu verzweigen (man vergl. S. 274).

Die Entwicklung des Blattes. — Die Blätter der Farnkräuter, welche man sehr häufig mit dem Namen »Wedel«, »Farnwedel« bezeichnet, erreichen in ihrem ausgebildeten Zustande oft eine sehr beträchtliche Grösse; schon die reichlich gefiederten Blätter eines im üppigen Wachsthum begriffenen *Aspidium filix mas*, oder die selbst in unseren Gegenden dann und wann mehr als Mannshöhe erreichenden Blätter von *Pteris aquilina* deuten dies an. In Südwest-Australien und den benachbarten Inseln (Neuseeland u. s. w.) erreichen die von dem kriechenden Rhizom aus senkrecht emporsteigenden Blätter dieser kosmopolitischen Pflanze sogar doppelte Manneshöhe und bilden oft dicht bewachsene Complexe, so dass dadurch ganze Waldstrecken fast unpassirbar werden. Auch bei den Marattiaceen tritt mitunter eine erstaunliche Ausgiebigkeit der Blattentwicklung hervor, z. B. bei *Angiopteris evecta*, deren Blätter an den südlichen Abhängen des Himâlaya-Gebirges noch bei 1600—1700 Meter Seehöhe eine Länge von etwa 6—7 Meter erreichen, von denen etwa 5 Meter auf die Längenausdehnung der Lamina zu rechnen sind, während die Breite derselben ca. 3 Meter beträgt. Ebenfalls sehr erhebliche Dimensionen finden wir bei den Blättern der Cyatheaceen, die bedeutendsten jedoch bei denjenigen Blättern, deren Spitzenwachsthum eine sehr lange andauerndes ist, wie z. B. bei mehreren Gleicheniaceen und Schizaeaceen; bei *Lycopodium* beschränkt sich das Spitzenwachsthum meist auf den Blattstiel oder die Mittelrippe, welche dann an anderen Waldpflanzen emporklimmt

und einem schlingenden Stengel ähnlich wird, an dem die primären Blattfiedern die Blätter vorstellen. Einer solchen Mächtigkeit der Blattentwicklung gegenüber erscheinen die einfachen Blätter eines *Asplenium septentrionale* nur winzig; fast in noch höherem Grade aber kontrastiren damit die nur am Nerven mehrschichtigen Blätter der Hymenophyllaceen, ganz besonders aber die schildförmigen Blätter einiger *Trichomanes*-Arten, welche mit ihrer Unterfläche durch aus den Blattnerven entspringende Rhizoïden an der Baumrinde anhaften.

Der Entwicklungsgang des Blattes ist zwar bei den einzelnen Familien manchen Verschiedenheiten unterworfen, insbesondere finden wir auch, dass die Ausbildung zuweilen mehrere Jahre in Anspruch nimmt. Dies findet nicht allein bei solchen Blättern statt, welche, wie die oben erwähnten in fast ununterbrochenem Spitzenwachsthum begriffen sind, sondern auch bei einheimischen Arten, welche, wie z. B. *Pteris aquilina*, ihre Blätter erst im dritten Jahre, nachdem sie am Vegetationspunkt angelegt worden sind, ausbilden. Bei den meisten übrigen einheimischen Farnkräutern dagegen folgt der ersten Anlage des Blattes auch sofort die weitere Entwicklung desselben. Nichtsdestoweniger lässt sich der Entwicklungsgang im Allgemeinen auf einen, den Filicineen eigenthümlichen Typus zurückführen, der schon durch die ganz äusserliche Erscheinung angedeutet ist, dass die Blätter im Knospenzustande in eigenartigster Weise schneckenförmig eingerollt sind. Das Blatt, dessen Entstehung zuerst durch eine Hervorwölbung der Mutterzelle über die Peripherie des Vegetationskegels angezeigt wird, beginnt sein Wachsthum entweder in analoger Weise, wie der Cotyledo (man vergl. S. 217), so dass bald nach den ersten Theilungsvorgängen das weiter unten näher erörterte Randzellenwachsthum eingeleitet wird, oder es bleiben bei der dem Wachsthum des Vegetationspunktes folgenden Zerklüftung desselben durch Zellwände zunächst die Periclinen aus. Im letzteren Falle wird an der Spitze des Vegetationspunktes eine keilförmig zugeschärfte Scheitelzelle gebildet, was allerdings in vielen Fällen (z. B. bei *Asplenium, Ceratopteris, Osmunda)* stattzufinden scheint. Früher oder später aber, je nach den einzelnen Arten, wird auch in dem letzteren Falle bei der Beobachtung der Flächenansichten eine pericline Theilungswand in der Scheitelzelle wahrgenommen, wodurch der bisherige Theilungsmodus unterbrochen und zu dem des allgemeinen Randzellenwachsthums übergeführt wird; es setzt alsdann jedoch in der Mitte dieser Pericline sehr bald eine anticline Theilungswand an, so dass nun zwei gleich grosse äussere Randzellen gebildet werden. In jeder dieser Randzellen treten nun aber in analoger Weise wie vorher Periclinen und Anticlinen abwechselnd auf, und es zerfällt somit jede Randzelle in drei Zellen, nämlich zwei gleich grosse äussere, also Randzellen und eine kleinere, innere Zelle, welche als »Basalzelle« bezeichnet werden mag (man vergl. die Figur, auf welcher die Basalzellen durch römische Zahlen bezeichnet sind). Wenn nun, wie z. B. bei den ersten Blättern von *Ceratopteris* oder einigen *Asplenium*-Arten, ein ganz gleicher Theilungsmodus bereits in jedem von der Scheitelzelle abgetrennten Segment stattgefunden hat und sich stetig mit dem weiteren Wachsthum wiederholt, so leuchtet ein, dass ein Blatt, welches in diesem Entwicklungsstadium beobachtet wird, den Anschein erhält eines allseitig gleichmässigen Randzellenwachsthums. Dass ein solches aber in Wirklichkeit nicht stattfindet, lehrt am deutlichsten die substantielle Verschiedenheit, welche nun in den einzelnen Theilen des Blattes hervortritt, derzufolge nur die in der Wachsthumsachse liegenden Zellcomplexe meristisch bleiben, während das benachbarte Gewebe oft sehr früh schon in Dauergewebe überzu-

gehen beginnt. Der Vegetationspunkt des sich entwickelnden Blattes wird also nur durch die eben genannten Zellcomplexe bezeichnet, und die weitere Untersuchung zeigt auch, dass allein in diesen die Differenzirung der Nerven in den weiter rückwärts gelegenen Theilen des Blattes vor sich geht (man vergl. die Figur). Es mag daher angemessen sein, die Wachsthums- und Theilungsvorgänge der den Vegetationspunkt des weiter wachsenden Blattes bezeichnenden Zellcomplexe näher zu erörtern. Nehmen wir an, dass die schematische Figur B die Flächenansicht eines im Randzellenwachsthum begriffenen Blattes darstelle, und betrachten zuerst die Zellcomplexe, welche zu den Basalzellen II—V gehören, so zeigt sich, dass nur die abwechselnd nach rechts und links gelegenen Zellen zu Trägern des gleichen Wachsthums werden. Von je zwei, bei jeder derartigen Gabelung entstandenen, gleich grossen Randzellen erfährt also im Laufe des weiteren Wachsthums immer nur eine derselben ein gefördertes Wachsthum, so dass ein Verzweigungssystem gebildet wird, welches einem sympodialen verglichen werden kann, wobei, wie die Figur lehrt, das Sympodium, d. h. also die Scheinachse durch die bei diesem Theilungsmodus in acropetaler Reihenfolge enstehenden Basalzellen dargestellt wird. Dieses Sympodium gewinnt aber eine erhöhte Bedeutung durch die Thatsache, dass nur in ihm die Differenzirung des den Blattnerv bildenden Gefässbündels eingeleitet wird, wie dies auch durch die Figur angedeutet ist. Es wird somit bereits durch die eben geschilderten Wachsthumsvor-

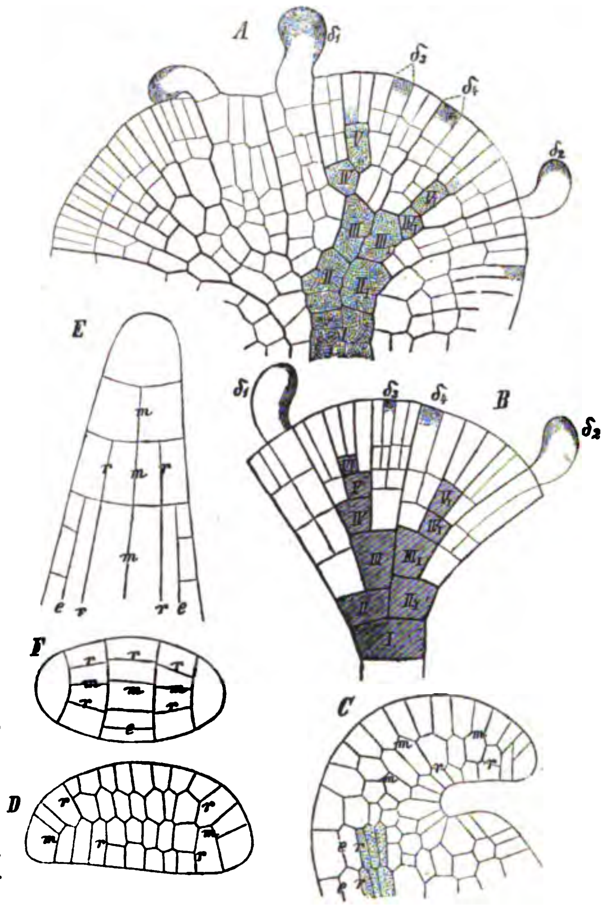


Fig. 36. (B. 72.)

Die Entwicklung des Farnblattes. A Flächenansicht eines in der Entwicklung begriffenen jungen Blattes von *Asplenium Serpentini*. B schematische Darstellung derselben, welche besonders in dem auf der Figur am meisten nach rechts gelegenen Theile fast vollständig mit der Zeichnung nach der Natur (A) übereinstimmt; die römischen Zahlen bezeichnen bei A und B die Basalzellen, welche die Bildung des Nerven einleiten. $d_1, d_2 \ldots$ die aufeinanderfolgenden Drüsenhaare. C Längsschnitt durch ein junges Blatt von *Asplenium Trichomanes*. D Querschnitt durch dasselbe. E und F Anlage zur Differenzirung des Nerven von *Trichomanes speciosum*; E Längsschnitt, F Querschnitt. m bei C—F die mediane Trennungswand der Ober- und Unterseite des Blattes, r die Wand, welche die Rinde von den inneren Gewebetheilen trennt, e die Wand zwischen Rinde und Epidermis. E und F nach PRANTL, 280 mal vergr., A—D nach der Natur, 215 mal vergr.

gänge die Sonderung von Blattnerv und Mesophyll (Blattfleisch) der Anlage nach vollzogen. Auch die Verzweigung der Nerven wird schon in den Vegetationspunkten eingeleitet; sie findet dann statt, wenn die beiden jüngsten Randzellen morphologisch gleichwerthig werden, so dass beide auch den gleichen Wachsthums- und Theilungsmodus erfahren, wie dies die schematische Figur B veranschaulicht, auf welcher die an der Basalzelle I ansetzende Anticline zwei gleichwerthige Randzellen erzeugt, von denen eine jede das oben beschriebene charakteristische Randzellenwachsthum fortsetzt. Die Verzweigung der Blattnerven beruht demnach auf dem Wachsthumsvorgange der Gabelung (echten Dichotomie), in Folge deren sich der ursprüngliche Vegetationspunkt in zwei neue spaltet.

Ueber die Nervenanastomosen (Verbindungen benachbarter Nerven durch quer verlaufende Nervenbildungen) liegen entwicklungsgeschichtliche Angaben nicht vor; indessen ist es theoretisch nicht unwahrscheinlich, dass in diesem Falle bei der Bildung des Sympodiums nicht die abwechselnd nach rechts und links gelegene, jüngste Randzelle das geförderte Wachsthum erfährt, sondern bei mehreren aufeinanderfolgenden Theilungsvorgängen die geförderten Randzellen entweder nur nach rechts oder nur nach links gelegen sind. Für die Differenzirung der Nerven liefert die Hymenophyllaceengattung *Trichomanes* den einfachsten Fall, bei welcher das Blatt nur an der Stelle der Nerven mehrschichtig ist. Es tritt hierbei nach Prantl zuerst eine genau median verlaufende Wand auf (Fig. 36, m bei E und F), welche an die auf der Oberflächenansicht als Periclinen erscheinenden jüngsten Theilungswände senkrecht ansetzt und somit die Sonderung der Ober- und Unterseite anlegt. Die Differenzirung selbst wird eingeleitet durch Zellwände (r), welche parallel der eben beschriebenen Wand verlaufen und nach aussen den Rindentheil von den inneren Gewebetheilen trennen. In den Zellen der ersteren wird darauf durch je eine Pericline (e), welche der Aussenfläche ebenfalls parallel verläuft, je eine Epidermiszelle abgetrennt, während in den inneren Gewebetheilen die Entwicklung des Gefässbündels vor sich geht. Die Entwicklung der Blattnerven der Polypodiaceen und der meisten übrigen Farnkräuter (ausgenommen *Ceratopteris)* unterscheidet sich von der eben beschriebenen der Hymenophyllaceen, besonders in den ersten Zuständen, da hier beide Theilungsrichtungen, sowol diejenigen, welche auf der Flächenansicht als Periclinen, als auch die, welche daselbst als Anticlinen erscheinen, nicht die ganze Dicke des Blattes durchlaufen (Fig. 36, C und D); auch die Anlage des nicht nur auf eine Zellenlage beschränkten Mesophylls erfolgt in ganz der nämlichen Weise, so dass bereits mit dem Auftreten der ersten Theilungsvorgänge die Ober- und Unterseite des Blattes scharf bestimmt wird. (Fig. 36, C—D). Bei der weiteren Differenzirung des Blattnerven wird aber auch hier durch pericline Theilungen ein innerer Zellencomplex abgeschieden (man vergl. oben und C—F auf der Figur), die erste (procambiale) Anlage des den Blattnerven bildenden Gefässbündels.

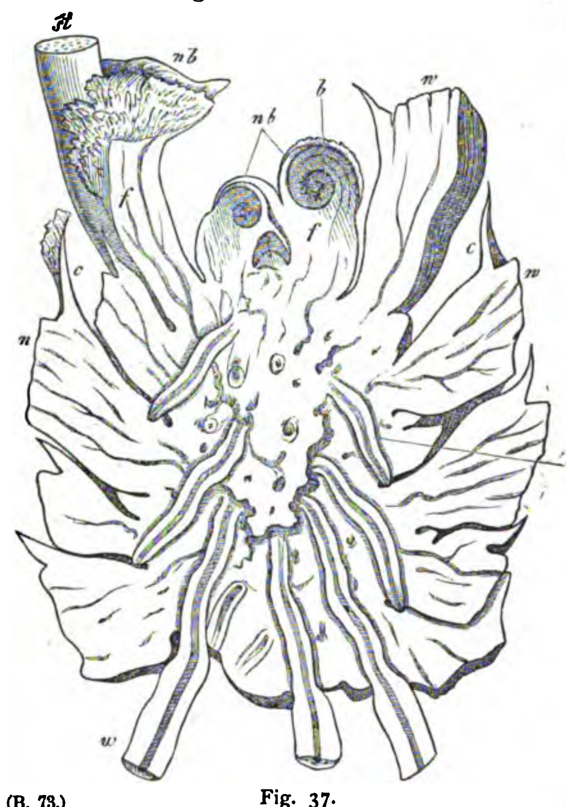
Die Anordnung und die Verzweigung der Blattnerven ist eine ausserordentlich mannigfache und daher für die Systematik der Farne, namentlich der fossilen nicht ohne Bedeutung, da sie bei den letzteren oft die alleinigen Anhaltspunkte liefert zur Unterscheidung und Umgrenzung der Gattungen. Vorherrschend ist allerdings die fiederartige Anordnung, bei welcher eine Mittelrippe deutlich ausgebildet ist, und nur in selteneren Fällen finden wesentliche Abweichungen statt, wie z. B. bei der fächerartigen Anordnung. Nichtsdestoweniger aber treten einige Modificationen der Nervatur hervor, für welche eine ungefähre Uebersicht am besten

die von METTENIUS vorgeschlagene Eintheilung gestattet. Wir unterscheiden danach: 1. Nervatio Caenopteridis: Bei ungetheilten Blättern nur ein Nerv (z. B. *Monogramme, Trichomanes nummularium* und die Cotyledonen mehrerer Polypodiaceen), bei fiederig oder gabelig getheilten Blättern in jedem Abschnitte des Blattes nur ein Nerv *(Cystopteris alpina,* LINK). — 2. Nervatio Cyclopteridis: Die Nerven fächerförmig angeordnet, mehrfach dichotomisch verzweigt, Mittelrippe nicht ausgebildet. Nur bei völlig ungetheilten Blättern *(Trichomanes reniforme* und mehrere Arten der Gattung *Adiantum).* — 3. Nervatio Ctenopteridis: Die von der deutlich entwickelten Mittelrippe des Blattsegmentes ausgehenden Nerven verlaufen entweder gänzlich ungetheilt oder sind höchstens einmal gegabelt; hierbei unterscheidet man, je nachdem die Secundär-Nerven ungefähr rechtwinkelig, oder spitzwinkelig, oder etwa unter 30—40° zur Mittelrippe ansetzen, eine Neratio Taeniopteridis *(Scolopendrium),* Nerv. Sphenopteridis *(Asplenium septentrionale)* und Nerv. Eupteridis *(Hymenophyllnm cruentum, Asplenium Trichomanes, viride).* — 4. Nervatio Neuropteridis: Die Mittelrippe des Blattes oder des Blattsegmentes sehr ausgeprägt, die secundären Nerven reichlich verzweigt und ähnlich wie bei der Nervatio Sphenopteridis unter sehr spitzem Winkel an die Mittelrippe ansetzend, aldann jedoch in mehr oder weniger convexem Bogen zum Blattrande verlaufend *(Aspidium lobatum, aculeatum, Lonchitis, cristatum).* — 5. Nervatio Pecopteridis: Mittelrippe deutlich ausgebildet, Secundärnerven wie bei der N. Eupteridis und ebenso die einfachen oder gegabelten Tertiärnerven an die Secundärnerven ansetzend. (Bei vielen unserer einheimischen Farne, z. B. *Phegopteris polypodioides, calcarea, Dryopteris, Aspidium filix mas, spinulosum, montanum, Thelypteris, Athyrium filix femina* und *alpestre, Cystopteris fragilis, montana, sudetica, Allosurus crispus,* u. s. w.).

Die anadrome und katadrome Anordnung der Nerven wurde ebenfalls zuerst von METTENIUS unterschieden, welcher die Beobachtung machte, dass besonders bei den Hymenophyllaceen mit der fiederartigen Auszweigung der secundären Nerven und dem Auftreten tertiärer, sowie der Nerven höherer Ordnungen die Folge der Nerven einer jeden Ordnung eine gesetzmässige ist. Es fällt demzufolge entweder der erste, dritte, fünfte, u. s. w. Nerv auf die innere, der zweite, vierte, sechste u. s. w. Nerv auf die äussere Seite des secundären Nerven (anadrome Anordnung) oder umgekehrt der erste, dritte, fünfte, u. s. w. Nerv gehört der äusseren, der zweite, vierte, sechste, u. s. w, Nerv der inneren Seite an (katadrome Anordnung). Die anadrome Anordnung der Nerven tritt bei sämmtlichen Arten von *Hymenophyllum* hervor und bei einem Theil der Arten von *Trichomanes,* die katadrome Anordnung dagegen ausser bei *Loxsoma* nur bei einem kleinen Theil der Arten von *Trichomanes.* Auch für die Charakterisirung der Gattungen *Phegopteris* und *Aspidium* hebt METTENIUS diese Anordnung der Nerven, resp. Fiedern hervor, und es ist richtig, dass bei *Phegopteris* und zwar am deutlichsten bei *Phegopteris calcarea* die anadrome Verzweigung hervortritt, ebenso wie bei allen einheimischen Arten der Gattung *Cystopteris* und bei vielen Arten von *Asplenium,* von denen hier nur *A. germanicum, Ruta Muraria, Adiantum nigrum* genannt sein mögen, bei *Allosurus crispus, Gymnogramme leptophylla* u. s. w. Bei *Aspidium* dagegen ist die katadrome Verzweigung keineswegs gleichmässig ausgeprägt oder vorherrschend und es muss auffallen, dass bei den unteren Fiedern mehrerer Arten dieser Gattung, z. B. *A. Thelypteris* und *rigidum,* die Verzweigung eine anadrome, bei den acropetal folgenden Fiedern eine homodrome und endlich bei den mittleren und oberen eine katadrome ist, während bei anderen Arten, wie z. B. bei *A. montanum,* am ganzen Wedel eine anadrome Verzweigung stattfindet. Wir werden daher in dieser Anordnung keinesfalls ein durchgreifendes Unterscheidungsmerkmal für Gattungen oder Arten erblicken dürfen, und ebensowenig wird als solches die Erscheinung der Anastomose der Nerven aufgefasst werden dürfen, da nicht nur bei verschiedenen Exemplaren derselben Species Blätter mit freiendigenden Nerven und ebenso oft auch solche mit anastomosirenden Nerven gefunden werden, sondern auch bei einem und demselben Exemplar mancher Arten die Nervatur in dieser Beziehung an den verschiedenen Blättern oder Stellen eines und desselben Blattes variirt. So z. B. bei mehreren Arten der Gattungen *Adiantum, Lindsaea, Asplenium,* u. s. w., bei denen die Nerven gewöhnlich frei endigen, mitunter aber auch auf einzelnen Segmenten desselben Blattes anastomosiren.

Verschiedenheiten in der Ausbildung des Blattes von der bisher besprochenen sind besonders bei den Osmundaceen und Marattiaceen hervorzuheben, bei denen

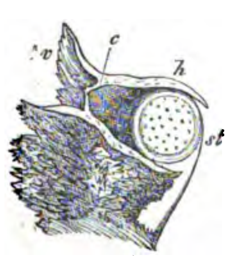
die Differenzirung des Blattes in Scheide, Stiel und Spreite sich fast durchweg mit grösster Schärfe vollzieht. Bei *Osmunda* gewinnt besonders die Blattscheide morphologisch noch dadurch an Bedeutung, dass die letzten Blattgebilde jedes Jahres, welche während des Winters die Terminalknospe bedecken, entweder nur aus diesem Scheidentheil bestehen oder hie und da nur eine rudimentäre, schneckenförmig eingerollte Spreite tragen. PRANTL, der hierauf zuerst hingewiesen hat, betrachtet daher diese Blattgebilde als »Niederblätter«. Auch *Todea* besitzt die scheidenartige Ausbreitung des Blattstielgrundes und in ganz ähnlicher Weise auch die fossile (im obersten Keuper Frankens häufigere) *Sphenopteris princeps*, GÖPPERT, weshalb PRANTL dieselbe ebenfalls zu *Todea* rechnet, mit der sie ausserdem in der Gestalt des Blattes und der Grösse der Sporangien völlig übereinstimmt.



(B. 73.) Fig. 37.

Längsschnitt des Stammes *evecta*, einer jungen *Angiopteris* in natürlicher Grösse, nach SACHS. — b die jüngsten Blätter, nb die nebenblattartigen Flügel der Stipulae, st Stiel eines bereits entwickelten Blattes, n die Blattnarben auf den Fussstücken f, von denen die Blattstiele sich abgegliedert haben, c die Commissuren im Längsschnitt, w die Wurzeln. —

Bei den Marattiaceen (besonders *Angiopteris* und *Marattia*), deren reich gefiederte Blätter an der Stielbasis der Fiedern, sowie an dem Basaltheile des Hauptstiels ein dickes Gelenkpolster besitzen, erfährt die Blattscheide eine noch weitere Ausbildung, indem sie hier ganz nach Art der »Nebenblätter« auswächst, welche das Basalstück des Blattstiels umgeben (Fig. 37 und 38). Die Entwicklung des Blattes stimmt im Allgemeinen zwar mit der der übrigen Filicineen überein; während jedoch bei dem Längenwachsthum der Scheitel des jungen Wedels nach vorn sich überneigt, tritt an seiner Vorderseite eine Querwulst hervor, welche wir bei den anderen Filicineen nicht finden. Es ist dies die erste Anlage der Stipula, deren seitliche Partien ein gesteigertes Wachsthum erfahren, und sich zu je zwei seitlichen Flügeln ausbilden, welche durch den mittleren Theil der ursprünglichen Querwulst, welche nun ebenfalls bedeutend heranwächst, wie durch ein Querjoch verbunden bleiben (Fig. 38). Im Verlaufe der weiteren Entwicklung überholt aber die Stipula sehr bald die übrige Blattanlage, so dass dieselbe von



(B. 74.) Fig. 38.

Basis eines Blattstieles st mit der schief durchschnittenen Stipula von *Angiopteris evecta* in natürlicher Grösse, nach SACHS. — v die vorderen Flügel der Stipula, h die hinteren, c das Querjoch (Commissur).

den beiden hinteren Flügeln der Stipula endlich umschlossen wird; die vorderen Flügel dagegen umhüllen in gleicher Weise den Complex aller jüngeren Blätter und somit auch die Stammknospe (Fig. 37). Die Auffassung aber, dass die Stipula eine organisch geschlossene Hülle (Perula) darstelle (DE VRIESE und HARTING, Monographie des Marattiacées), ist unrichtig und bereits von HOFMEISTER widerlegt worden, mag indessen vielleicht darauf zurückzuführen sein, dass das Querjoch der Stipula sich bei der weiteren Entwicklung am oberen Rande in zwei Zellflächen spaltet, von denen die eine rückwärts über die eigene eingerollte Lamina hinweg, die andere vorwärts über die übrigen, jüngeren Blattanlagen sich krümmt (Fig. 37) und erst durch die Streckung des Blattstieles zur Seite geschoben wird. Bei der weiteren Ausbildung des Blattes werden die beiden durch das Querjoch verbundenen, seitlichen Theile der Stipula zu sehr umfangreichen und massigen Gewebekörpern, den sogenannten Stipularschuppen, welche aussen meist schwarzroth, innen rosenroth gefärbt, von einem vielverschlungenen Geflecht zahlreicher Gefässe und Gummigänge durchzogen werden und deren Zellen von grossen Stärkemehlkörnern strotzen. Bei der Ablösung vom Stamme lässt das Blatt an der Stelle des dicken Gelenkpolsters eine breite, glatte Narbenfläche zurück, welche von dem hinteren Flügelpaar der Stipula umhüllt bleibt (Fig. 38), da dieselbe noch lange frisch und saftig sich erhält. Diese Stipularbildung gewinnt in der Horticultur für die Vermehrung von *Angiopteris* und *Marattia* dadurch eine besondere Bedeutung, dass die Stipularschuppen, wenn sie vom Stamme abgenommen und in Stücke zerschnitten werden, mit grosser Leichtigkeit (am schnellsten auf nasser Erde in feuchtem Raume) Adventivknospen erzeugen. Wie schon HOFMEISTER (Beiträge II.) hervorhebt, genügt es sogar, die Stipularschuppen, selbst der allerschwächlichsten Wedel von *Marattia cicutaefolia*, solchen Exemplaren entnommen, die in ähnlicher Weise erst vor einigen Monaten gezüchtet wurden, in kleine, quadratcentimentergrosse Stücke zu zerschneiden und in einer verstöpselten Glasflasche sich selbst zu überlassen, um nach zehn bis zwölf Wochen die Adventivknospen entstehen zu sehen, deren erste Wedel jedoch keine Lamina ausbilden, sondern gänzlich niederblattartig bleiben.

Trichome. — Die Bildung von Trichomen (Haaren) tritt bei den in Rede stehenden Familien der Filicineen in der ausgiebigsten Weise hervor. Die glänzend braun bis schwarz gefärbten Spreuhaare oder Spreuschuppen (paleae), welche durch ihre bedeutende Ausbildung zu einer Zellfläche in ihrer äusseren Form sich oft der eines Blattes nähern und von HOFMEISTER längere Zeit direkt als Blattgebilde aufgefasst wurden, sind schmal lanzettliche bis breit eiförmige Zellflächen, welche an ihrer Spitze meist in eine mit Schleimmassen angefüllte, kugelige Drüse endigen. Sie bedecken nicht nur die Stammknospe vollständig, sondern auch die Basis und den unteren Theil des Petiolus, seltener auch die Lamina. In der ausgebildeten und ausgeprägtesten Form stellen sie flache, oft nur eine Zelllage dicke Gebilde dar, deren einzelne Zellen kein Chlorophyll enthalten, deren Zellwände aber durch eine homogene Verdickungsschicht oft an denjenigen Stellen bedeutend verdickt sind, wo sie an benachbarte Zellen angrenzen (z. B. bei *Asplenium*, *Polypodium* etc.). Seltener lagern sich an der Stelle einer homogenen Verdickungsschicht zwei oder mehrere parallele Verdickungsschichten ab, noch seltener aber unterbleibt die Verdickung gänzlich oder ist nur auf ein Minimum beschränkt, wie z. B. bei *Cystopteris*. Während das Lumen der einzelnen Zellen fast inhaltsleer erscheint, verleiht nur die heller oder dunkler braune Färbung der verdickten Zellwände allein dem gesammten Spreuhaar die

charakteristische hellere oder dunklere Färbung. Mitunter sind auch die die Aussenfläche des Organs begrenzenden Zellwände verdickt; in solchen Fällen geben sie, wenn diese Verdickungen in der Mediane des Organs gelegen sind, wie z. B. bei einigen Asplenien den sogen. Scheinnerven ihre Entstehung, welche in der speciellen Systematik zur Unterscheidung einzelner einander nahe stehender Arten verwendet werden.

Ihrer Entstehung nach sind die Spreuschuppen auf eine Zelle des Vegetationspunktes zurückzuführen, welche sich über das Mutterorgan hervorwölbt und zu einem durch Querwände gegliederten Zellfaden auswächst. Ehe jedoch, z. B. bei *Asplenium*, die erste Quertheilung, resp. die Abtrennung von dem Mutterorgan erfolgt, sammeln sich an der Spitze des Zellfadens Schleimmassen an, in Folge deren das Ende desselben kugelig anschwellt (Fig. 36). Bei der darauf erfolgenden Gliederung wird auch die Anschwellung durch eine Querwand abgetrennt und zu einer gesonderten, mit Schleimmassen erfüllten, kugeligen Drüse, welche jedes weitere Spitzenwachsthum verhindert. Die weitere Entwicklung erfolgt daher weniger an der Spitze, sondern mehr in der Gegend der Basis, woselbst ein ziemlich ausgiebiges Flächenwachsthum stattfindet, und die Zahl der in der Richtung der Mediane auftretenden Längswände besonders hoch wird. Da aber die Anheftungsstelle der Spreuschuppen sich hierbei nicht verbreitert, und die unterste, die Spreuschuppe mit dem Mutterorgan verbindende Zelle höchstens durch eine Längswand getheilt wird, so verwachsen bei der allmählichen Flächenzunahme der Basis der Spreuschuppe die untersten Zellen derselben nicht weiter mit denen des Mutterorgans; wol aber wird die Basis bei fortdauernder Volumenzunahme oft herzförmig, da sehr häufig die unteren Zellen allein noch wachsthums- und theilungsfähig bleiben, wenn die übrigen Zellen bereits in die oben beschriebenen Formen der Dauerzellen übergegangen sind.

In vielen Fällen gelangen diese Trichombildungen nicht bis zur Ausbildung einer Zellfläche, sondern bleiben bei der anfänglichen Entwicklung zum Zellfaden stehen, so z. B. an den Blättern mancher Asplenien, an welchen sie in regelmässigster Anordnung von ganz bestimmten Zellen des Vegetationspunktes ihren Ursprung nehmen, nämlich nur von denjenigen Zellen, welche sich an der Bildung des Sympodiums nicht betheiligen (Fig. 36, A und B).

Bei mehreren Gymnogramme-Arten, (z. B. *G. chrysophylla, calomelanos, tartarea* etc.) bleibt der Zellfaden, welcher die kugelige Drüse trägt, sogar nur einzellig. Von letzterer wird ein mehlartiger, weisser oder gelber Ueberzug in Form länglicher Krystalle ausgeschieden, welche wahrscheinlich grösstentheils in Alkohol löslich sind.

d. Ophioglosseen.

Der Stamm. — Das Längenwachsthum des Stammes, welchem zunächst nur Anticlinen zu folgen scheinen, so dass eine dreiseitige Scheitelzelle constituirt wird, ist ein ausserordentlich beschränktes; das Stammende ist daher keineswegs irgendwie vorgestreckt, bei *Ophioglossum* sogar nach den übereinstimmenden Abbildungen von Holle und Hofmeister tief eingesenkt.

Anlage und Entwicklung des Blattes. — Das ausgebildete Blatt ist deutlich in einen Spreiten-, Stiel- und Scheidentheil gegliedert, von denen der erstere wiederum in einen sterilen und fertilen Theil sich trennt, während die Blattscheide an ihrer Basis das bis zur Differenzirung der wesentlichen Theile bereits vorgeschrittene nächst jüngere Blatt umgiebt, welches jedoch erst in der nächst folgenden Entwicklungsperiode zur Entfaltung gelangt. Von der unterirdischen Stamm-

knospe, an deren Vegetationspunkt (ausser bei *Botrychium rutaefolium*) jährlich nur ein Blatt zur Anlage gelangt, tritt jährlich auch nur ein Blatt über die Erde hervor, und es bedarf dasselbe zu seiner Entwicklung einen Zeitraum von 5 Jahren, so dass der Stammscheitel einer jeden entwickelten Pflanze ausser dem entfalteten Blatte noch von 4 Blattanlagen bedeckt wird, welche mit dem verschiedenen Alter auch die verschiedenen aufeinanderfolgenden Entwicklungsstadien darstellen und nach der Divergenz $\frac{2}{5}$ angeordnet sind. Nur bei *Botrychium rutaefolium* scheinen regelmässig zwei Blätter in jedem Jahr zur Entwicklung zu gelangen und dem entsprechend ist auch in der Knospe eine grössere Anzahl von Blattanlagen, fünf oder sechs vorhanden. Das für das folgende Jahr zur Entfaltung bestimmte Blatt, hat eine schlank kegelförmige Gestalt (Fig. 39, B und C) und lässt an seinem oberen Theile sehr deutlich die Anlagen der sterilen und fertilen Spreite nebst ihren Fiedern erkennen; in gleicher Weise, wie es von dem völlig entwickelten Blatte bereits erwähnt wurde, umgiebt auch dieses mit seinem Scheidentheile das nächst jüngere, dem Alter nach also dritte Blatt, welches dann wiederum das vierte Blatt umschliesst, u. s. w.

Die Blätter entstehen am Stamme durch die Hervorwölbung einer Zellgruppe des Vegetationspunktes, bei *Ophioglossum* dicht über der tiefsten Einsenkung; in ihrer Entwicklung weichen sie jedoch wesentlich von dem allgemeinen Typus des Filicineenblattes ab, und lassen, so weit die Beobachtungen reichen, irgend eine Gesetzmässigkeit, wie sie bei dem Randzellenwachsthum behufs der Anlage der Blattnerven stattfindet, nicht erkennen, obgleich anticline und pericline Theilungswände von Anfang an dem Wachsthum des Scheitels folgen, aber freilich ohne irgend welche näher zu bestimmende Aufeinanderfolge.

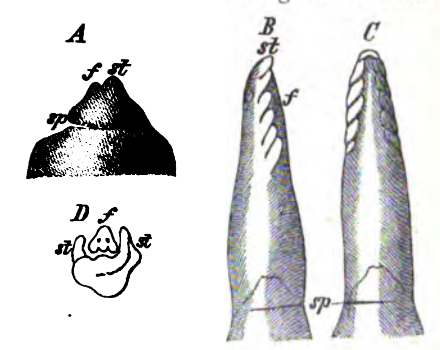


Fig. 39. (B. 75.)
Blattentwicklung von *Botrychium Lunaria*, Sw. A Blattanlage im dritten Jahre, B—D drei verschiedene Ansichten einer und derselben Blattanlage im vierten Jahre, B Seitenansicht, C Frontansicht, D Querschnitt durch den oberen Theil der Lamina. f die fertile, st die sterile Lamina. sp der Spalt, der bei A noch deutlich geöffnet, bei B und C schon geschlossen ist. — Nach HOLLE. — A und D 15 mal, B und C 8 mal vergr.

Bei *Botrychium* erfährt die höckerartige Blattanlage im Laufe des ersten Sommers ausser der Bildung des Procambiums der Blattspur noch keinerlei Differenzirungen, welche auf die spätere Gestaltung des Blattes hinweisen könnten; aber schon im Laufe des zweiten Jahres erweitert sich die Basis des Blattes zu beiden Seiten, wobei jedoch nach HOLLE, dessen trefflicher Darstellung über die Vegetationsorgane der Ophioglosseen (Bot. Ztg. 1875) ich hier folge, der Zuwachs sich hauptsächlich auf eine, bei linksläufiger Spirale auf die rechte Seite bezieht. Die Blattbasis umfasst dann endlich auf dieser Seite noch das unterdessen zur Anlage gelangte nächst jüngere Blatt, so dass der Scheitel des Vegetationspunktes von den beiden Blattinsertionen rings umgrenzt wird. Indem aber zugleich damit an der vorderen Seite der Blattanlage, unterhalb des Scheitels eine seitliche Protuberanz hervortritt, welche sich sehr stark nach vorn ausdehnt, wird schliesslich der Scheitel des Vegetationspunktes und auch die jüngere Blattanlage bis auf einen engen, seitlichen Spalt, der später gänzlich zusammenwächst, völlig überdeckt (Fig. 39, A), so dass die letztere im fünften Jahre die vaginale Protuberanz des alsdann allerdings schon abgestorbenen nächstälteren Blattes durchbrechen muss, um ans Freie zu gelangen. Während dieses so sehr geförderten seitlichen Wachsthums der zweijährigen Blattanlage beschränkt sich das Spitzenwachsthum derselben nur auf eine allgemeine konische Hervorwölbung, welche erst im dritten

Jahre auf seiner Vorderseite eine höckerartige Auszweigung erfährt, so dass zwei in der Medianlinie vor einander liegende Protuberanzen entstehen, von denen die vordere die Anlage des fertilen, die hintere, die ursprünglich gipfelständige, die Anlage des sterilen Spreitentheiles darstellt. Auch die procambialen Blattstränge, welche sich nur in der Längsachse des Blattes entwickelt hatten, theilen sich nun in zwei Aeste. Das weitere Wachsthum der beiden Protuberanzen ist ein ausgeprägtes Längenwachsthum, demzufolge sie sich rasch zu der Form schlanker Kegel erheben, aus denen in acropetaler Folge seitliche Höcker, die Anlagen der Fiedern sich hervorwölben. Im Sommer des vierten Jahres erscheinen die Fiedernanlagen der fertilen Spreite an der Seite der cylindrischen Achse bereits als kugelige Hervorragungen, welche nach der Richtung der sterilen Spreite zu etwas genähert sind; die der sterilen Spreite sind noch weiter entwickelt und stellen fleischige, die fertile Spreite zum Theil umfassende Lappen dar (Fig. 39, B und C). Entsprechend der gesammten Volumenvermehrung des Blattes tritt nun auch die Erweiterung des Scheidentheiles ein, ohne dass derselbe jedoch eine ähnliche Bedeutung gewönne wie bei den Marattiaceen.

Bei der Blattentwicklung von *Ophioglossum* fällt es zunächst auf, dass die Höhlungen, in welchen die einzelnen Blattanlagen liegen, im Laufe der Entwicklung nicht vollständig von einander getrennt werden, wie bei *Botrychium*, sondern durch einen engen Kanal verbunden bleiben, welcher von der Vorderseite eines jeden Blattes nach der Vorderseite des nächst jüngeren, gemäss der $\frac{2}{5}$ Divergenz ihm schräg gegenüberliegenden Blattes in schief absteigender Richtung bis zum Vegetationspunkt des Stammes hinführt. Die Blattanlagen nehmen dicht oberhalb der tiefsten Einsenkung des Vegetationspunktes aus einer Gruppe von wenigen oberflächlichen Zellen ihren Ursprung; in dem Maasse aber, in welchem sich die junge Blattanlage in den Kanal hervorwölbt, wächst auch das allseitig dieselbe umwebende Zellgewebe (Hüllgewebe) mit, so dass nur die Spitze des Blattes frei in dem Kanale liegen bleibt. Da jedoch gleichzeitig auch eine Streckung des Stammes stattfindet, so werden die Basen der Blattanlagen weiter nach aussen gerückt, und der Kanal somit durch das Hineinwachsen der Blätter und das Mitwachsen des Hüllgewebes nicht verengert. Dieses Hüllgewebe ist von Hofmeister, der im Uebrigen die Wachsthumsverhältnisse zuerst richtig erkannt hat, als ein Stipulargebilde aufgefasst worden, welches ähnlich wie bei *Marattia* als fleischiger Auswuchs des Blattes hervorspriesst. Holle hat jedoch neuerdings nachgewiesen, dass diese Gewebemasse, welche aus durchaus gleichartigen Zellen besteht, nichts anderes als eine Wucherung des die Blattanlage umgebenden Gewebes darstellt und somit also die Deutung derselben als Stipulargebilde des Blattes unmöglich sei. Bei der Entwicklung des Blattes tritt sofort die geringere Ausbildung des basalen Theiles als Verschiedenheit von *Botrychium* hervor, während die Entwicklung der fertilen und sterilen Lamina nur mehr unwesentliche Verschiedenheiten erkennen lässt. Die Anlage der fertilen Spreite geschieht fast in gleicher Weise wie bei *Botrychium*; dieselbe erhebt sich jedoch im dritten Sommer rasch zu einem schlanken Kegel, während der sterile Blatttheil sich seitlich immer mehr verbreitert und jene endlich auf dem Stadium des ältesten verhüllten Blattes im folgenden Jahre ganz umschliesst.

Die Wurzeln. — Bei *Ophioglossum* erfolgt bald nach der Anlage eines neuen Blattes unterhalb derselben auch die Anlage einer Wurzel, welche ihren Ursprung von einer vor dem Procambium gelegenen Zelle nimmt; dieselbe ist durch ihren dichteren Inhalt und grösseren Zellkern vor den Nachbarzellen ausgezeichnet und folgt in ihrem Wachsthum sofort dem allgemeinen Typus der Filicineenwurzel. In ähnlicher Weise findet auch bei *Botrychium* die allerdings nicht an allen Blattspuren erfolgende Wurzelanlage statt, welche aber meist 1 bis 2 Jahre früher als die zugehörigen Blätter ins Freie tritt; wo sie das Rindengewebe des Stammes durchbrochen hat, verwächst sie bald sehr vollständig mit demselben. Eine Verzweigung der Wurzel kommt bei *Botrychium* nicht selten vor, niemals aber bei *Ophioglossum*; bei letzterer Gattung dagegen, wie z. B. bei *Ophioglossum vulgatum*, entstehen häufig auf den dicken und fleischigen Wurzeln Adventivknospen, welche z. B. für die Oekonomie von *Ophioglossum pedunculosum* von der grössten Bedeutung sind, da bei dieser Art der gesammte Spross nach der Entwicklung der Spo-

rangien abzusterben pflegt, und die Pflanze also so gut als ausschliesslich durch die Adventivknospen der Wurzeln perennirt (HOFMEISTER).

Gewebeformen[1]). — Die Epidermis gliedert sich bei den meisten Filicineen in die Epidermiszellen, die Spaltöffnungszellen und die Trichome (resp. Trichomzellen), von denen die letzteren oft zu sehr ausgiebiger Entwicklung gelangen (S. 276). Die äussere Haut der Epidermiszellen ist je nach den Arten mehr oder weniger verdickt und bildet die sog. Cuticula. Die Spaltöffnungszellen liegen paarweise zwischen den Epidermiszellen und stehen mit denselben in lückenlosem Verbande; sie schliessen aber an den einander zugekehrten Seiten nicht völlig zusammen, sondern lassen daselbst eine Spalte offen, welche nach innen auf einen unter dem Spaltöffnungspaare

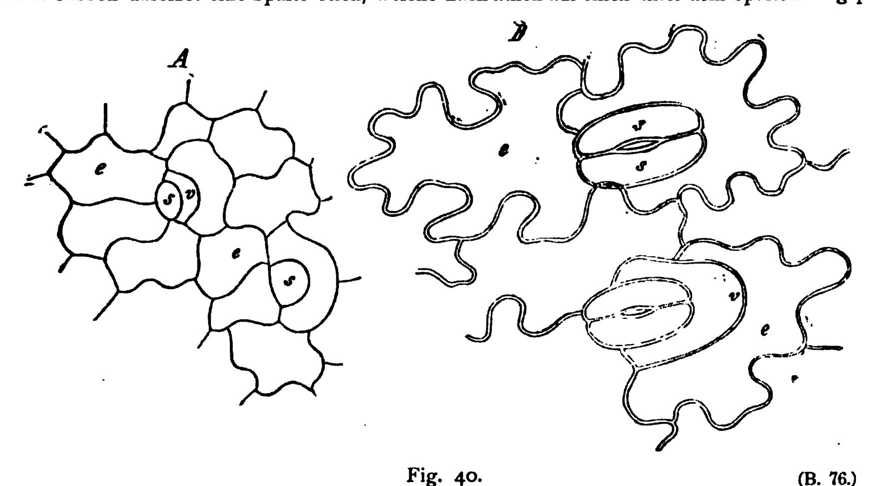


Fig. 40. (B. 76.)

Spaltöffnungen von *Pteris flabellata*, von der Fläche aus gesehen. Nach SACHS. — A sehr jung, e Epidermiszellen, v Nebenzellen, s Anfangszelle der Spaltöffnung, s neben v die noch nicht getheilte Mutterzelle der Schliesszellen. B fast erwachsen, s die Schliesszellen.

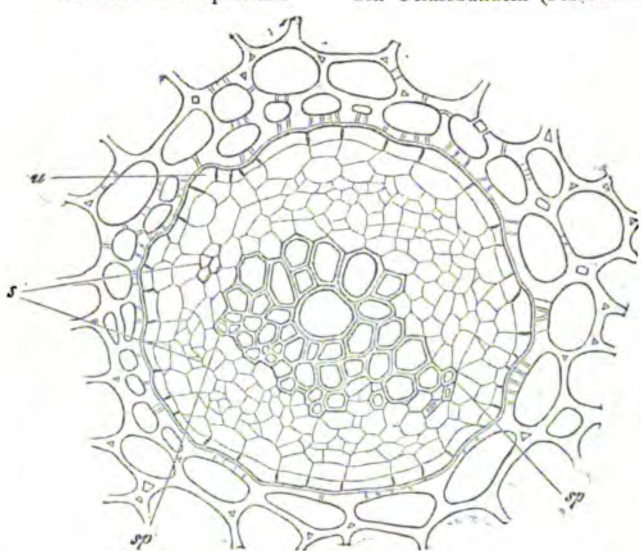
befindlichen Intercellularraum des darunter liegenden Gewebes (die Athemhöhle) einmündet und so die Communication desselben mit dem umgebenden Medium herstellt. Ihre Entstehung nehmen die Spaltöffnungen von der Epidermis, indem von einer Epidermiszelle durch eine hufeisenförmig verlaufende Anticline eine kleinere Zelle abgetrennt wird (Fig. 40), welche entweder, wie z. B. bei *Osmunda*, sofort durch eine Anticline in die beiden Schliesszellen getheilt wird, oder erst,

---

[1]) Die anatomischen Verhältnisse können an dieser Stelle nur andeutungsweise behandelt werden, da in den meisten Fällen die Erörterung der Gewebeformen ohne eine eingehende Vergleichung mit den analogen der Phanerogamen nur sehr lückenhaft und schwer verständlich sein könnte. Die diesbezügliche eingehendere Besprechung bleibt daher zweckmässiger dem Abschnitt über die vergleichende Anatomie vorbehalten. Von der einschlägigen Literatur mag besonders hervorgehoben sein: DE BARY, Vergleichende Anatomie, welche dem Nachfolgenden zum Theil auch zu Grunde gelegt worden ist. — SACHS, Lehrbuch. — RUSSOW, Vergleichende Untersuchungen über die Histiologie der Leitbündel-Kryptogamen. — HOFMEISTER, Beiträge z. Kenntn. d. Gefässkryptogamen. — METTENIUS, über die Hymenophyllaceae; ders. über den Bau v. *Angiopteris*. — STENZEL, Unters. über Bau und Wachsthum der Farne, 2 Abhandl. — PRANTL, Unters. z. Morphol. d. Gefässkryptogamen. — DIPPEL, Mikroskop, und Verh. d. Naturf. Vers. z. Giessen. — TRÉCUL, Sur la position des trachées dans les fougères. Ann. sc. nat. 5. Sér. T. X und T. XI. — MOHL, Ueber den Bau des Stammes der Baumfarne; verm. Schriften. — KARSTEN, Vegetationsorgane der Palmen. — HOLLE, G., die Vegetationsorgane d. Ophioglosseen, Bot. Zeitg. 1875. — CONWENTZ, Beitr. z. Kenntn. d. Stammskelets einheim. Farne, Bot. Zeitg. 1875. — LUERSSEN, Intercellularverdickungen im Grundgewebe der Farne, Bot. Zeitg. 1875. — STRASBURGER, Spaltöffnungen in PRINGSHEIM's Jahrb. V. — RAUTER, Entwicklungsgesch. d. Spaltöffn. v. *Aneimia*.

nachdem sie eine nochmalige Theilung durch eine der vorhergehenden parallel verlaufende Anticline erfahren hat (Fig. 40, A). Die auf diese Weise entstandenen beiden Schliesszellen weichen darauf in der Mitte aus einander und stellen so den auf die inneren Gewebetheile mündenden Kanal her. — Bei *Aneimia* und einigen Polypodiaceen liegen die mit reichlichen Chlorophyllmassen erfüllten Schliesszellen in der Mitte einer Epidermiszelle und wölben sich über die Ebene der Epidermis merklich hervor. Bei ihrer Anlage bildet sich innerhalb einer Epidermiszelle eine kreisförmig geschlossene, anticline Theilungswand, welche die ganze Höhe der Epidermis einnimmt, aber sehr bald durch eine der ersteren parallele Anticline in eine äussere ringförmige (Nebenzelle) und eine innere, central gelegene Zelle zerlegt wird, worauf die letztere, wie bei den anderen Farnen in die beiden Schliesszellen zerfällt, während die ringförmige Nebenzelle ungetheilt bleibt. Man vergl. das Nähere hierüber bei RAUTER, wo auch die ältere Literatur besprochen ist und ausserdem S. 182, oben erster Abschnitt, welchen ich im Sinne der völligen Uebereinstimmung der ringförmigen Zellen der Farn-Antheridien mit denen der zuletzt erörterten Spaltöffnungen zu berichtigen bitte. — Ebenfalls sehr eigenthümlich sind die durch ihre Grösse sehr auffallenden, früher aber falsch gedeuteten Spaltöffungen von *Kaulfussia*, welche zuerst von LUERSSEN richtig als solche erkannt worden sind; die Schliesszellen derselben erheben sich auch hier über die Epidermis hervor und werden zu beiden Seiten von 2—4 Reihen halbringförmiger Zellen umgeben.

Zwischen der Epidermis und den Gefässbündeln (Fibrovasalien) findet sich ein aus mehr oder weniger gleichmässigen Zellen bestehendes **Parenchymgewebe**, zwischen dessen einzelnen Zellen nicht selten Intercellularräume gebildet werden. In dieselben ragen häufig völlig solide (nicht hohle), faden-, warzen oder balkenartige Auswachsungen der umgebenden Zellwände hinein, so z. B. in den Stämmen und Blattstielen zahlreicher Polypodiaceen und Cyatheaceen, in dem Stamme von *Ophioglossum*, am ausgiebigsten aber bei den Marattiaceen, wo sie von LUERSSEN sogar im Chlorophyllparenchym des Blattes und in dem Rindentheil der Wurzel gefunden worden sind. Bei den Schizaeaceen dagegen, sowie bei den Gleicheniaceen und Hymenophyllaceen scheinen derartige partielle Wandverdickungen des Parenchyms völlig zu fehlen. Bezüglich anderer Parenchymverdickungen, des Collenchyms und der sklerotischen Zellen, von denen namentlich die letzteren häufig bei den Filicineen beobachtet worden sind, wolle man bei DE BARY (Vergl. Anat., pag. 126 ff.) das Nähere nachsehen. Es mag an dieser Stelle noch auf die von SCHACHT (PRINGSH. Jahrb. III.) näher untersuchten, harzabsondernden Drüsenhaare hingewiesen werden, welche in den grossen Intercellularräumen des Rhizoms von *Aspidium filix mas* zur Entwicklung gelangen. Dieselben treten zuerst als Ausstülpungen der den Luftgang begrenzenden Parenchymzellen hervor, wachsen darauf zur Schlauchform aus und



(B. 77.) Fig. 41.
Querschnitt durch ein schwaches Gefässbündel des unterirdischen Stammes von *Polypodium vulgare*; 225 mal vergr. — s der aus fast gleichartigen Gewebeelementen bestehende Siebtheil, den centralen Gefässtheil rings umgebend. sp enge Spiral- (Erstlings-) Tracheïden des Gefässtheiles, die übrigen Bestandtheile desselben sind Treppen-Tracheïden mit z. Th. recht weitem Lumen. u die Endodermis, von derselben ist nach innen die Parenchymschicht durch pericline Theilungen abgetrennt worden, welche in den einzelnen Zellen der Mutterzellschicht entstanden sind. Ausserhalb u das Parenchym mit den getüpfelten Zellwänden. — Nach DE BARY.

schwellen schliesslich zu einem in den Intercellularraum weit hineinragenden, birnförmigen Körper an. Gleichzeitig hiermit findet im Innern des Organs eine Veränderung des Inhaltes statt, worauf die Aussonderung einer grünlichen glänzenden Harzmasse erfolgt, auf deren Bildung wahrscheinlich die bekannte wurmtreibende Wirkung der Rhizome beruht. — Ebenfalls von besonderem Interesse sind die von RUSSOW in den abwechselnden sechs Lufthöhlen der Wurzel von *Pilularia globulifera* wieder aufgefundenen, uhrfederartig zusammengerollten schlauchartigen Trichombildungen, welche von der äusseren Insertionszelle einer Scheidewand je zweier Lufthöhlen ihren Ursprung nehmen. Sie unterbrechen in horizontaler Richtung das Lumen der Lufthöhlen und sind für die Festigkeit der Wurzel insofern von Bedeutung, als sie die Stelle der bei *Marsilia* vorkommenden zelligen Querscheidewände vertreten.

Bau der Gefässbündel. — Die Gefässbündel sind mit wenigen, weiter unten näher zu bezeichnenden Ausnahmen *(Osmunda)* concentrische, d. h. solche, in denen der Gefässtheil (Xylem oder Holzkörper) die Mitte einnimmt und rings umgeben wird von dem Siebtheile (Phloëm).

Der Gefässtheil besteht seiner Hauptmasse nach aus weiten, langen, prismatisch-spindelförmigen Treppen-Tracheïden mit behöften Tüpfeln, d. h. Zellen, welche ringsum von einer leiterförmig verdickten Membran umschlossen sind. Wirkliche Gefässe, Treppengefässe mit leiterförmig perforirten Scheidewänden, welche aus röhrenartig zusammenhängenden und an der Grenzfläche offenen Zellen zusammengesetzt sind, sind bis jetzt nur bei *Pteris aquilina* (und in den Wurzeln von *Athyrium filix femina)* gefunden worden. Zwischen den Treppentracheïden, oder seltener aussen an diesen liegen an bestimmten Punkten einige enge Spiral- und enge Treppentracheïden, die Erstlinge bei der Entstehung des Gefässtheiles, von denen aus die Entwicklung der weiten Tracheïden stets nach dem Centrum des Bündels hin fortschreitet (Fig. 41). Die Gestalt des Gefässtheils, der Ort und die Anzahl der Erstlingstracheïden sind selbstverständlich je nach den einzelnen Abtheilungen oder Gattungen sehr verschieden; das Nähere findet man ausser bei DE BARY bei RUSSOW und TRÉCUL. In vielen Fällen wird der Gefässtheil allein von Tracheïden gebildet, in anderen Fällen dagegen lagern sich Parenchymzellen dazwischen, welche in der Regel kleine Stärkekörner mit sich führen, so B. bei *Pteris aquilina* (Fig. 42), mehreren Polypodiaceen, Gleicheniaceen, Schizaeaceen, Hymenophyllaceen u. s. w.

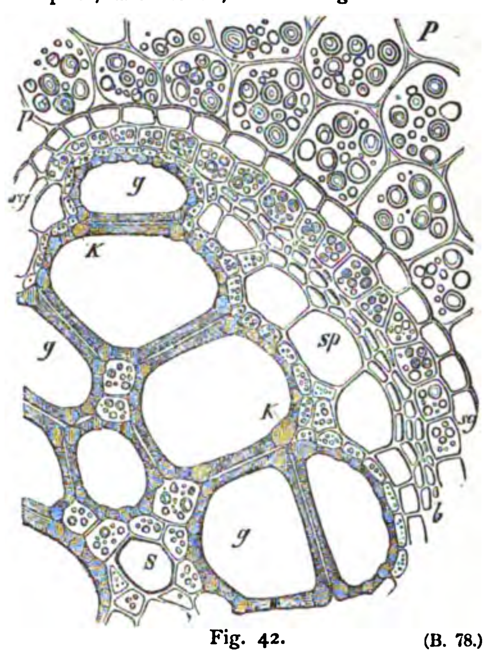


Fig. 42. (B. 78.)

Viertel eines Querschnittes durch ein Gefässbündel im Stamme von *Pteris aquilina*; 300 mal vergr. gg die weiten Treppengefässe, K verdickte Wandstücke derselben, s eine Spiraltracheïde, umgeben von kleineren, stärkeführenden Parenchymzellen, derartige Gewebeelemente auch mehrfach zwischen den Treppengefässen und auch zwischen dem Gefässtheil und dem Siebtheil, letzterer dargestellt durch die Siebröhren sp. b das Protophloëm RUSSOW's, sg die Endodermis, zwischen b und sg die Parenchymschicht, deren gemeinsamer Ursprung mit der Endodermis hier nicht mehr erkennbar ist. p das die Endodermis umgebende Parenchym, welches mit zahlreichen Stärkekörnern angefüllt ist. — Nach SACHS.

Der Siebtheil (man vergl. Fig. 41 und 42) wird in vielen Fällen, besonders bei kleinen Bündeln von mehr oder weniger gleichartigen Zellformen gebildet (Fig. 41), in anderen Fällen dagegen von mehreren, verschiedenartigen, concentrischen Lagen zusammengesetzt, von denen die innerste nur stärkeführende Parenchymzellen — gleich denen des Gefässtheiles — enthält, während in der darauf folgenden Zone die Ausbildung der Siebröhren stattfindet (Fig. 42). Rings um diese folgt darauf eine Zone langer, dickwandiger Zellen, welche von

DIPPEL als Bastfasern, von RUSSOW als Protophloëm bezeichnet worden sind, und von denen es auch nach DE BARY zweifelhaft ist, ob sie den Siebröhren zuzuzählen, oder als eigenartige Organe anzusehen sind. Das auf diese Weise gebaute Gefässbündel wird darauf noch von einer, dem umgebenden Parenchym entstammenden Scheide umschlossen, welche sich schon frühzeitig in eine innere, nur aus stärkehaltigen Parenchymzellen bestehende, und eine äussere Scheide, die Endodermis (Schutzscheide) gliedert. Letztere, meist durch die bräunliche Färbung der etwas verdickten Zellwände ausgezeichnet, ist bei sämmtlichen der in Rede stehenden Familien beobachtet worden, ausser bei den Marattiaceen, bei denen die Bündel direkt in das gleichartig ausgebildete Parenchym eingesetzt erscheinen.

Eine Abweichung von diesem concentrischen, typischen Bau des Farnbündels findet in dem ganzen Gebiet der Filicineen nur bei den Osmundaceen und Ophioglosseen statt, deren Bündel collateral gebaut sind. Die Bündel von *Osmunda* sind im Stamme ähnlich denen der Dicotyledonen ringförmig angeordnet, derart, dass ihr Gefässtheil nach innen direkt an das Markparenchym angrenzt und die Gefässtheile der benachbarten Bündel durch Markstrahlen von mehreren Zellenlagen Breite getrennt sind. Die Siebtheile dagegen sind zu einer zusammenhängenden Zone vereinigt, welche die getrennten Gefässtheile rings umgiebt und nach aussen von drei ungleichartigen Zellschichten umschlossen wird, deren äusserste die Endodermis ist. Der Gefässtheil jedoch sowol als auch der Siebtheil haben im einzelnen den gleichen Bau wie bei den typischen Farnbündeln. Bei der Gattung *Todea* haben die Gefässbündel im Wesentlichen denselben Bau, eine Verschiedenheit tritt nur in der Gestalt des Gefässtheils in Folge der Verschmelzungen seitlich benachbarter Bündel hervor; dagegen finden bedeutendere Abweichungen in dem noch näher zu untersuchenden Bau des Blattstieles von *Osmunda* statt, wo der Siebtheil höchst eigenartig ausgebildet ist. — Bei den Ophioglosseen ist die Orientirung der Bündel die gleiche wie bei *Osmunda*, bei *Ophioglossum* jedoch ist der Bündelkreis von keinerlei Scheide umgeben und auch bei *Botrychium* gelangt die Endodermis nur zu einer sehr geringen Ausbildung, so dass die Zellen derselben, wie DE BARY hervorhebt, von denen des umgebenden Parenchyms nur durch den exquisiten undulirten Längsstreifen in der Mitte ihrer radialen Seitenwände verschieden sind.

Gefässbündelanordnung. — Die einfachste Anordnung der Gefässbündel beobachtet man in den jüngeren Keimpflänzchen, wo das axile Bündelsystem des Stämmchens von einem Sympodium einsträngiger, distincter Blattspuren gebildet wird. Dieser Aufbau verbleibt auch der erwachsenen Pflanze einer grossen Anzahl der zarteren Formen (Salviniaceen, *Pilularia minuta*, die untersuchten Stämmchen von *Hymenophyllum-*, *Gleichenia-*, *Lygodium-*, *Schizaea*-Arten, die blattlosen Stolonen von *Nephrolepis*) und tritt auch bei den Osmundaceen noch deutlich hervor. Bei den letzteren erweitert sich der marklose, axile Strang mit dem Erstarken der jungen Pflanze beträchtlich und gestaltet sich endlich zu einem Bündelrohr (man vergl. oben), welches einen centralen Parenchymcylinder, das Mark, umschliesst und selbst wieder von einer dünnen Parenchymscheide umgeben wird; auf diese folgt nach aussen hin der 2—5 Millim. dicke, schwarzbraune, sklerotische Rindentheil, durch welchen die Bündel der einzelnen Blätter schräg aufwärts verlaufen; die letzteren führen an ihrer Ansatzstelle stets nur je ein Bündel und sind nach der Divergenz 5/13 geordnet. Auch bei einer grossen Anzahl anderer Farne hat sich der ursprünglich axile Strang zu einer das Mark umschliessenden Röhre erweitert. An dieselbe grenzt aber nach aussen hin sofort der parenchymatische Rindetheil, welcher an jeder Blattinsertion eine Lücke lässt, von deren Rand ein oder mehrere Bündel in das Blatt abgehen, so z. B. bei *Marsilia*, *Pilularia globulifera*, mehreren *Dennstaedtia*-Arten, *Microlepia*, *Hypolepis*, die den letzteren nahestehenden Arten von *Phegopteris*, ferner bei *Pteris vespertilio*, *aurita* und den verwandten Arten, bei *Polypodium Wallichii* und *conjugatum*, bei *Loxsoma* und *Botrychium Lunaria*. — Bei der grösseren Anzahl radiär gebauter Farne mit schief aufsteigendem oder aufrechtem Rhizom werden jedoch die Blattlücken sehr gross, die sie trennenden Streifen des Bündelrohres dagegen relativ schmal, so dass das Bündelrohr die Form eines Netzes erhält, dessen Maschen die Blattlücken darstellen. Dieser Bau des Stammes herrscht bei der grossen Mehrzahl der Polypodiaceen vor und findet sich unter den Cyatheaceen bei *Dicksonia antarctica*, *Karsteniana*, *Cibotium Schiedei*, *glaucescens*, *Plagiogyria biserrata*, *Alsophila pruinata*, *blechnoides*, ferner bei *Aneimia* und bei *Ophioglossum vulgatum* und *pedunculosum*. — Wenn die von dem centralen Bündel ausgehenden

Blattbündel der radiär gebauten Farne nicht direkt in ein ihrer Ursprungsstelle nahes Blatt austreten, sondern vor der Ausbiegung in dasselbe in dem Rindentheile des Stammes durch mehrere Internodien schräg aufsteigen, so erweitern sich die Bündel oft noch im Innern des Stammes zu breiten Netzschichten. Alsdann beobachtet man auf Querschnitten des Stammes mehrere concentrische Bündelringe, von denen die äusseren die in der eben beschriebenen Weise sich erweiternden und oft bereits in der Ablösung begriffenen Blattspurstränge darstellen, so bei den Marattiaceen, *Ceratopteris*, *Pteris*- und *Saccoloma*-Arten (Fig. 45). Auch den dorsiventral verzweigten Farnen, deren Rhizom zu kräftiger Entwicklung gelangt ist, verbleibt im Wesentlichen der eben beschriebene Bau des Stammes; unter den einzelnen Bündeln zeichnet sich jedoch durch seine bedeutendere Mächtigkeit ein entlängs der Oberseite des Stammes verlaufender, median dorsaler Strang (Oberstrang) aus und ebenso auch auf der Unterseite ein median ventraler Strang (Unterstrang). Beide Stränge (Fig. 46) werden durch winkelig geknickte Querstränge zu einem Netze verbunden, dessen Maschen die Blattlücken sind, so bei *Asplenium obtusifolium*, *resectum*, *Acrostichum brevipes*, *Lingua*, *simplex*, *melanopus*, *Polypodium altescandens*, *tenellum*, *Nephrolepis ramosa*, *Aspidium albopunctatum*, *coriaceum* und mehreren *Davallien*, *D. parvula*, *pedata*, *heterophylla*, *bullata*, *dissecta*, *elegans*, *pyxidata*, *canariensis*; bei den letzteren bilden die von den Hauptsträngen entsendeten Zweige ein feinsträngiges Netz, welches die Blattlücke überspannt (DE BARY). Bei anderen dorsiventral verzweigten Farnen treten an Stelle des Unterstranges mehrere netzförmig anastomosirende Stränge auf, so dass die Blattlücken nur zu beiden Seiten des Oberstranges unterschieden werden können, und also an Stelle des regelmässig durchbrochenen Bündelrohres ein reichmaschiges, unregelmässiges Netz hervortritt; letzteres z. B. auch bei *Polypodium vulgare*, über dessen Gefässbündelanordnung jedoch namentlich noch weitere, auch entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen nothwendig sind (man vergl. pag. 269), um eine Klarlegung der Wachsthumsverhältnisse zu gewinnen. — Die durch einen doppelten Gefässbündelkreis vor den übrigen einheimischen Farnen ausgezeichneten Stämme der erwachsenen Pflanzen von *Pteris aquilina* (Fig. 47) haben einen, im Wesentlichen auf den Ober- und Unterstrangtypus der dorsiventralen Farne zurückzuführenden Bau. In der Mitte des Stammes tritt ein deutlicher Ober- und Unterstrang — die innere Gefässbündelzone — hervor (Fig. 47, A, ig), von welcher sich schwächere Stränge abzweigen, um näher der Oberfläche, im Rindentheile des Stammes zu verlaufen; hier bilden sie ein peripherisches, schmalmaschiges Netz — die äussere Bündelzone —, in welcher nur der mittlere obere Strang (Fig. 47, A) durch eine bedeutendere Breite ausgezeichnet ist. Von beiden Bündelzonen treten Spurstränge in die Blätter und Seitenzweige, in die Wurzeln dagegen nur von der äusseren Zone (man vergl. pag. 269); beide Bündelzonen sind aber durch braune Skleren-

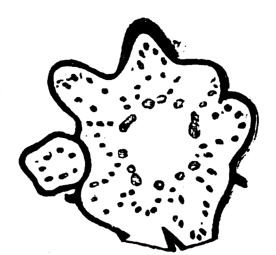


Fig. 43. (B. 79.)
Querschnitt durch einen starken Stamm von *Aspidium filix mas*; nat. Gr. Nach DE BARY.

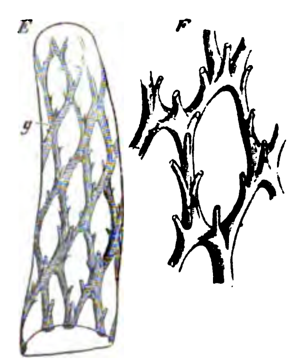


Fig. 44. (B. 80.)
E Stammende von *Aspidium filix mas*, dessen Bündelnetz durch Abschälung der Rinde blossgelegt ist; nat. Gr. — F eine Masche dieses Netzes, schwach vergr. — Nach SACHS.

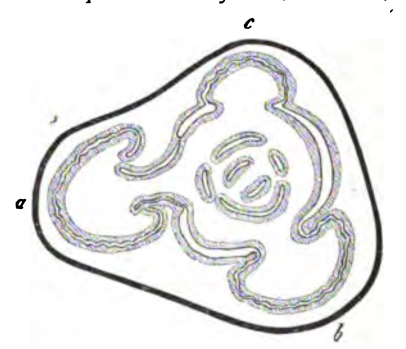


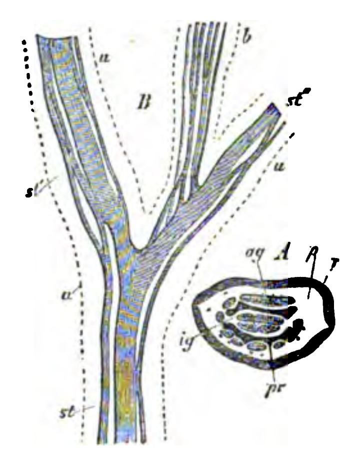
Fig. 45. (B. 81.)
Querschnitt durch den Stamm von *Saccoloma adiantoides*, nat. Gr. Nach METTENIUS. — Von dem äussersten Bündelkreis hat sich bei a das Bündel eines Blattes eben abgelöst, b und c die Bündel zweier succesive jüngeren, höher inserirter Blätter. Die Bündel aller Kreise, auch die in die Blätter eintretenden fein undulirten, sind von einer Scheide derben, dunklen Parenchmys umgeben.

chymplatten (Fig. 47, A, pr) getrennt, welche an Mächtigkeit den Gefässbündeln kaum nachstehen und aussen an den beiden Seiten (Fig. 47, A), wo sie nur selten zu einer Röhre zusammenschliessen, nur an trittsstellen der F an der Blattstiell brochen sind, wo Netze durch (anastomosiren.



(B. 82.) Fig. 46.

Aspidium coriaceum, Rhizom, schwach vergr. — A Gefässbündelsystem in der eben gelegten Cylinderfläche, o Oberstrang, u Unterstrang. Von dem Rande dieser beiden Bündelstränge entspringen die ziemlich radial verlaufenden Bündel der Blätter und die Bündel für die Seitensprosse, b Insertionspunkt der Blätter, x Ursprungsstelle der Seitensprosse. — B Querschnitt des Stammes. — Nach METTENIUS.



(B. 83.) Fig. 47.

Gefässbündelvertheilung im Stamme von *Pteris aquilina*; schwach vergr. — A Querschnitt des Stammes; ig innere Bündelzone, ag der breite obere Strang der äusseren Bündelzone, pr das die beiden Bündelzonen trennende Sclerenchym, p weisses, farbloses Parenchymgewebe, r die äussere, braune, sclerotische Rindenschicht. — B der obere Strang der äusseren Bündelzone (st) und seine Aeste (st' und st''), u—u Umriss des Stammes, b Blattstiel nebst den in dasselbe eintretenden Bündeln. — Nach SACHS.

Ueber die B dieser höchst ei Bündelanordnung zu sprünglich einfache Bündel der Keimpflan HOFMEISTER (Beitr. z. d. Gefässkrypt., pag an, dass nach der I des siebenten bis n Blattes des Keimpflänz eine Gabelung des Stam einträte durch Theilung se Vegetationspunktes. Mit d darauf erfolgenden rascher und kräftigeren Wachsthum beider Gabeläste werde das im Querschnitt ursprünglich halbmondförmige axile Bündel in ein oberes (Oberstrang) und ein unteres (Unterstrang) gespalten, von denen sich die oben schon besprochenen schwächeren, näher der Rinde verlaufenden Bündel abzweigen, sobald die Länge der Gabelsprosse etwa 6 Centim., ihre Dicke ungefähr 4 Millim. erreicht hat. Da jedoch weder bei den übrigen Filicineen, noch auch bei den anderen Abtheilungen der Gefässkryptogamen eine derartige »Gabelung« des Stammes stattfindet, sondern die Verzweigung des Stammes stets eine monopodiale ist, so leuchtet ein, dass die HOFMEISTER'sche Auffassung an und für sich schon begründete Bedenken erregen muss: ganz abgesehen davon, dass die von METTENIUS (über Angiopteris, pag. 561) leider nur angedeuteten Mittheilungen über *Pteris* mit den HOFMEISTER'schen Angaben nicht übereinstimmen. Eine erneute, entwicklungsgeschichtliche Untersuchung dieser Wachsthumserscheinungen wäre daher im höchsten Grade erwünscht, zumal da auch der Bau des Stammes von *Polybotrya Meyeriana* im Wesentlichen mit dem von *Pteris aquilina* übereinstimmt.

Ausser beiden schon oben besprochenen Cyatheaceen, wo der Bau des Stammes den allgemeinen Typus des nur von Blattlücken durchbrochenen, einfachen, axilen Bündelrohres hat, treten bei der Mehrzahl der Cyatheaceen neben dem einfachen Bündelrohr accessorische, markständige und bei manchen Arten auch rindenständige Bündel hervor. Bei dem Austritt in den Blattstiel ordnen sich die Stränge vom Rande der Blattlücke aus in einen nach unten convexen Bogen, während in dem von demselben umschriebenen Raume stets nur wenige Bündel in den Blattstiel austreten; dieselben entspringen aber nicht von dem Rande der Blattlücke selbst, sondern verlaufen durch dieselbe abwärts in das Mark, wobei sie zahl-

reiche Anostomosen, sowol unter einander als auch mit dem Rande der Blattlücke bilden und sich dann entweder an gleichnamige, von tiefer stehenden Blättern kommende Zweige anlehnen oder im ... n. Sämmtliche Bündel sind von Sclerenchym umgeben, mitunter sogar rings um- wie z. B. bei *Cyathea ebenina* ein das ganze Mark durchsetzendes (z. B. *C. Imrayana)* treten zu diesen accessorischen mark- rindenständige Bündelchen hinzu, welche, abgesehen von ihrer iner Sclerenchymscheide leicht erkennbar sind; sie entspringen eln dicht über deren Abgangsstelle von der Blattlücke und der Rinde hinab; dort verbinden sie sich meist mit gleich- achbarten, unteren Blattlücken entspringen, nur seltener en- somit durchzogen von einem Bündelnetze mit langgestreckten, theils einseitig offenen Maschen (DE BARY. — Auch bei einigen *a* und *cornuta)* und bei *Chrysodium vulgare* kommen neben dem che Markbündel zur Ausbildung (METTENIUS, Ueber Angiopteris).

III. Equisetinae.

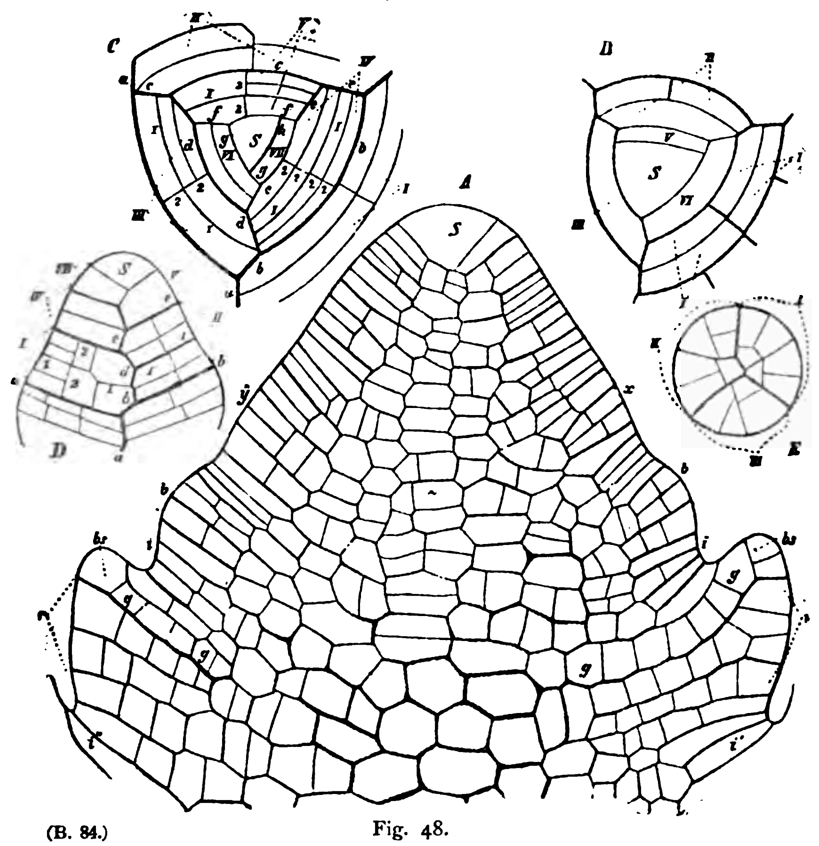
bitus. — Die Equiseten sind sämmtlich perennirende nterirdischen, kriechenden Rhizome, welches allein aus- ch nach aussen oberirdische Sprosse entsendet. Die letzteren nur während einer Vegetationsperiode und sind nur seltener *e)* im Stande, mehrere Jahre auszudauern. In ihrer Architectur it den unterirdischen Rhizomen fast vollständig überein; ein jeder ht aus einer Reihe von Internodien, welche bei den unterirdischen ehr oder weniger solide, bei den oberirdischen dagegen fast durch- sind, im letzteren Falle jedoch durch dünne Querwände (Diaphragmen) nder getrennt werden. An seinem oberen Theile geht ein jedes Internodium in eine die Basis des darüberliegenden ringsumfassende (einschachtelnde) Blattscheide über; in ihrem ganzen Verlaufe aber werden die Internodien der oberirdischen Sprosse, weniger die der unterirdischen Rhizome von parallelen Längsfurchen (Rillen) und den diese einschliessenden, also ebenfalls längs verlaufenden Erhabenheiten (Riefen) durchzogen, welche mit den Rillen und Riefen der benachbarten Blattscheiden alterniren. Die von den Rhizomen entsendeten oberirdischen Sprosse werden bereits während der vorhergehenden Vegetationsperiode angelegt und verharren während des Winters unter der Erde, sind jedoch dann oft schon so weit ausgebildet, dass sie mit Beginn der nächsten Vegetationsperiode nur einer Streckung der bis dahin sehr verkürzten Internodien bedürfen, um über die Erde hervorzutreten.

Dies findet besonders deutlich an den fertilen Sprossen von *E. arvense* und *Telmateja* statt, deren Sporangienstände bereits im Herbst des Vorjahres fast vollständig entwickelt werden, jedoch erst mit Beginn des Frühjahres oberirdisch hervortreten. Diese Sprosse sind stets unverzweigt und chlorophyllfrei, haben keine Spaltöffnungen und sterben nach der Entleerung der Sporangien ab; ihnen folgen im Laufe der Vegetationsperiode nur noch sterile Sprosse *(Equiseta ametabola s. vernalia*, A. BR.). — Auch bei *E. pratense* und *silvaticum* sind die fertilen Sprosse anfangs denen des *E. Telmateja* und *arvense* gleich; aber sie sterben nach der Sporenaussaat nicht ab, sondern werfen nur den fertilen Gipfel ab und werden sodann den sterilen oberirdischen Sprossen, welche ziemlich gleichzeitig mit ihnen hervorgetreten sind, völlig ähnlich *(E. metabola, s. subvernalia*, A. BR.) — Bei den übrigen Equiseten dagegen sind die oberirdischen sterilen und fertilen Stengel im Bau, Entwicklung von Chlorophyll und Spaltöffnungen und in der Verzweigung einander gleich, und die Aehren erlangen erst, wie z. B. bei *E. limosum* im Frühjahr nach der Streckung der sie tragenden Achsen ihre volle Ausbildung *(E. homophyadica* A. BR., denen gegenüber BRAUN die *E. vernalia* und

subvernalia auch als *E. heterophyadica* zusammenfasste). Hieraus leuchtet aber auch ein, dass die für die Gliederung des Pflanzenkörpers entscheidenden Wachsthumsvorgänge unter der Erde stattfinden; die oberirdische Entfaltung hat nur den Zweck der Sporenaussaat der fertilen Sprosse und der Vollziehung der Assimilation in den chlorophyllreichen Theilen der sterilen Sprosse, d. h. der Vollziehung der nur unter der Einwirkung des Sonnenlichtes stattfindenden Zersetzung resp. Reduction der aufgenommenen Kohlensäure zu Kohlenwasserstoffen, hier insbesondere zu Stärke. Dieselbe lagert sich nebst anderen Bau- und Reservestoffen bei mehreren Arten *(E. arvense, Telmateja, silvaticum, palustre, littorale, limosum, hiemale)* in den Internodien der unterirdsichen Rhizome in grösseren Mengen ab. Die Internodien schwellen dann knollenartig an und vermögen so auch nach längerer Ruhezeit noch neue Stöcke hervorzubringen, und zwar, wie es scheint, besonders dann, wenn sie von der Mutterpflanze gewaltsam abgetrennt worden sind; daher auch die Versuche, die oft durch ihre Massenentwicklung lästigen Arten auszurotten, nicht selten scheitern, so z. B. auf Aeckern *E. arvense*, in den Marschgegenden Norddeutschlands *E. palustre* und *E. limosum*.

Vegetationskegel und Bau des Stammes. — Die Wachsthumsvorgänge am Vegetationskegel liefern ein sehr belehrendes Beispiel für die erste Modification der Zellenanordnung an Vegetationspunkten (Wachsthum mit Scheitelzelle), da die Scheitelzelle hier verhältnissmässig sehr gross ist und die Zelltheilungen am Vegetationskegel in Folge der meist erheblichen Längsstreckung desselben recht deutlich zur Anschauung gelangen (Fig. 48). Die bei der Entwicklung des Embryo eingeleitete Theilungsfolge der jüngsten Zellwände bleibt auch der erwachsenen Pflanze erhalten; es wird also (man vergl. S. 221) auch im Weiteren ein stetiger Turnus von drei gleichartig aufeinanderfolgenden anticlinen Zellwänden gebildet, der Art, dass die homologen Wände der einzelnen Umläufe einander parallel verlaufen, und es wird demnach am Scheitel stetig eine dem Embryooctanten ähnliche Zelle (dreiflächig zugespitzte Scheitelzelle) ausgesondert, deren seitliche Wände die Richtung von Anticlinen nehmen. Von den nach Vollendung eines jeden Umlaufes entstandenen drei Segmenten hat ein jedes die Form einer dreiseitigen Tafel, welche nach oben und unten durch zwei parallele Anticlinen begrenzt wird, während die vierseitigen Seitenwände das Segment von der Peripherie bis zur Mediane je nach rechts und links begrenzen, und die ebenfalls vierseitige Aussenwand des Segmentes der Peripherie des Vegetationskegels angehört (Fig. 48). Die erste Theilung in jedem Segment geschieht durch eine den anticlinen Hauptwänden parallele Wand (Halbirungswand), durch welche jedes Segment (wie bei den Salviniaceen) in zwei gleiche übereinander liegende Scheiben getheilt wird (Fig. 48, C und D), worauf dann jede solche Segmenthälfte nochmals annähernd halbirt wird, jetzt jedoch durch eine anticline, fast radiale Theilungswand (Sextantenwand), welche auf den anticlinen Hauptwänden des Segmentes senkrecht steht, jedoch nicht ganz bis zum Centrum reicht (Fig. 48, E), da sie vorher an eine (die anodische) Seitenwand des Segmentes ansetzt. Jetzt erst treten pericline Theilungsrichtungen (Fig. 48, E) auf, welche die Sextantenzellen in innere und äussere trennen. Die inneren derselben liefern das Mark des Vegetationskegels, welches der Streckung und besonders dem Dickenwachsthum des Stammes nicht zu folgen vermag, sondern allmählich desorganisirt wird bis auf eine Querwand (Diaphragma), welche an der Basis jedes Internodiums als Knotenquerplatte erhalten bleibt. Während somit in lysigener Entstehungsweise in jedem Internodium ein centraler Luftgang gebildet wird, erzeugen die äusseren Zellen nach mehreren unregelmässig aufeinanderfolgenden periclinen und anticlinen Theilungen allein das Dauergewebe des Stammes, resp. der hohlen Internodien. — Die Blätter nehmen von den äussersten Zellen des Vegetations-

kegels ihren Ursprung und erreichen nur eine sehr geringe Ausbildung, welche kaum über die Entwicklung der Blattscheide hinausgeht. Die Anlage derselben findet jedoch keineswegs so regelmässig statt, wie man nach den Angaben von REESS bisher annahm, nach welchen aus der oberen Hälfte

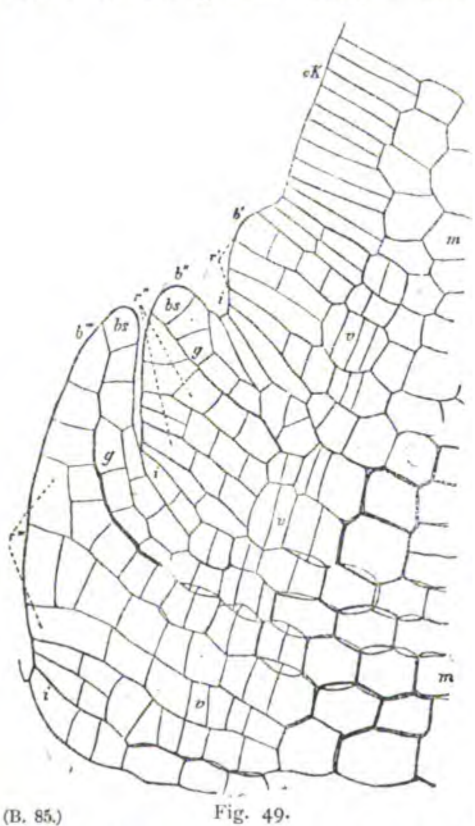


(B. 84.) Fig. 48.

Der Vegetationskegel von Equisetum. A Längsschnitt des Vegetationskegels von *Equisetum Telmateja;* nach SACHS. S die Scheitelzelle; xy, bb, bs bs drei aufeinanderfolgende Entwicklungsstadien des sich zur Blattscheide ausbildenden Ringwalles, rr Anlage des Rindengewebes der Internodien gg Zellreihen, aus denen das Blattgewebe und dessen Gefässbündel hervorgehen. ii die Zellschichten des peripherischen Gewebes, welche sich an der Blattbildung nicht betheiligen. B Horizontalprojection der Scheitelansicht des Vegetationskegels von *E. Telmateja*; I—V die aufeinanderfolgenden Segmente. — C—E *E. arvense* nach CRAMER; C Horizontalprojection wie bei B, D optischer Längsschnitt des Vegetationskegels, E Querschnitt des Vegetationskegels, nach dem Auftreten der Sextantenwände und der ersten Periclinen; die römischen Ziffern bezeichnen die aufeinanderfolgenden Segmente, die arabischen die in ihnen auftretenden Wände ihrer Reihenfolge nach, die Buchstaben die Hauptwände der Segmente.

eines jeden Segmentes ein Blatt hervorgehen soll. Es findet allerdings sehr frühzeitig eine Verschiebung der Segmente statt, derzufolge ein jeder Turnus von je drei Segmenten sich zu einer Querscheibe des Stammes constituirt; aber die obere Schicht einer jeden solchen Querscheibe vereinigt sich häufig auch mit dem Gewebe der darüber gelegenen Querscheibe zur Bildung des Internodiums, während sie in anderen Fällen sich zur Anlage der Blätter hervorwölbt. In vielen Fällen aber ist es in Folge der inzwischen stattgefundenen mehrfachen Theilungsvorgänge überhaupt nicht mehr möglich, die

Begrenzung des ursprünglichen Segmentes mit Sicherheit noch festzustellen, wenn die jungen Blattanlagen sich rings um den Vegetationskegel hervorzuwölben beginnen (Fig. 48). Dies geschieht stets dadurch, dass spiral-, ringförmig angeordnete Gruppen von Aussenzellen in radialer Richtung sich strecken; die scheitelwärts gelegenen Theile der so entstehenden Blattprotuberanzeu erfahren darauf ein gefördertes Wachsthum und richten sich unter Aenderung ihrer ursprünglichen Wachsthumsrichtung auch scheitelwärts empor (bs in Fig. 48 und 49), während die grundsichtigen Theile der jungen Blattanlagen in ihrem weiteren Wachsthum zurückbleiben und zumeist nur für die Bildung der Rinde der Internodien (r) verwendet werden. Indem nun aber die auf diese Weise angelegten Blätter sich mit dem weiteren Wachsthum zu einer den Vegetationskegel umgebenden Scheide vereinigen, finden in einer noch näher zu untersuchenden Weise die Anlagen der Scheidenzähne statt. Darauf steigert sich das Dickenwachsthum der Scheide in der Mediane der Zahnanlagen, während es an den zwischenliegenden Stellen vollständig zurückbleibt, so dass die Bildung der zukünftigen Rippen und Rinnen der Blattscheiden eingeleitet wird. Hierbei behalten aber allein die Partieen, in denen das Dickenwachsthum besonders gefördert wird, an ihrer Scheitelzone ihre meristische Beschaffenheit und somit auch die Fähigkeit, in den weiter rückwärts gelegenen Stellen die Differenzirung zu Gefässbündeln zu erfahren. Dieselben verlaufen geradlinig bis zum nächstunteren Knoten herab, wo sie sich in kurze Gabeläste spalten und mit dem ebenfalls senkrecht herabsteigenden, aber mit den Blattbündeln alternirenden Gefässbündeln des Stammes sich vereinigen Die letzteren nehmen von einem Meristemring ihren Ursprung, der den später hohlen Internodien angehört, und äusserlich durch zahlreiche Längstheilungen seine beginnende Differenzirung zu Bündelelementen bekundet (Fig. 49), während die äusseren Gewebeschichten die Rinde des Stammes erzeugen, zwischen deren Zellen sehr bald luftführende Interstitien (die sogen. Valecularhöhlen) auftreten. Dieselben erscheinen auf dem Querschnitt des Stengels in kreisförmiger Anordnung und entsprechen den Rillen (Rinnen) der Stengeloberfläche; es sind dies zugleich die Partieen des Rindengewebes, in denen das Dickenwachsthum wenig fortschreitet, wogegen das-



(B. 85.) Fig. 49.

Radialer Längsschnitt einer unterirdischen Knospe von *Equisetum Telmateja* **unterhalb des Scheitels** (im September). vk unterer Theil des Vegetationskegels, b', b'', b''' Blattanlage, r', r'', r''' Rindengewebe der entsprechenden Internodien, mm Mark, v, v, vd Meristemring. g, g Zellschichten, in denen die Differenzirung des Blattbündels stattfindet. (Nach SACHS).

selbe in den dazwischen liegenden Theilen eine oft erhebliche Steigerung erfährt und somit die Bildung der Riefen (Längsleisten) der Stengeloberfläche bedingt. Mit diesen letzteren auf demselben Radius, mit den Valecularhöhlen also alternirend liegen die den inneren Gewebetheilen angehörigen Gefässbündel, welche einen ausgeprägt collateralen Bau haben, und an ihrer Innenseite je einen, dem Verlaufe des ganzen Bündels folgenden, luftführenden Intercellulargang erzeugen, während der äussere Theil des Bündels zu vollständiger Ausbildung gelangt und persistirt. Die Entstehung dieses Intercellularganges ist eine schizogene, da an der Wand der Erstlingstracheïden eine Trennung des ursprünglich zusammenhängenden Gewebes eintritt. Die Erstlingstracheïden werden dabei durch die peripherische Dehnung des umgebenden Gewebes seitlich von einander entfernt und bleiben an der Wand des dadurch entstehenden Ganges haften; da aber die Trennung vor vollendeter Streckung der Theile erfolgt, werden sie zugleich in der Längsrichtung verzerrt und endlich bis auf die der Wand des Intercellularganges anhaftende Verdickungsfaser zerstört. Das Weitere in der Figurenerklärung. — Derartige Bündel, in denen der Gefässtheil so wenig entwickelt ist, können aber dem Stamm nicht die Festigkeit des Baues geben, welche er fast durchweg besitzt; dieselbe beruht vielmehr auf der sehr vollkommenen Entwicklung des besonders an der Aussenfläche stark verkieselten Hautsystems und dem darunter liegenden Gewebe, dem hypodermen Sklerenchym.[1]) Die Epidermis wird von länglichen Zellen gebildet, welche in der Richtung der Achse gestreckt sind, bei den oberirdischen Sprossen besonders auf den Riefen. In den Rillen dieser Sprosse sind die Epidermiszellen weniger gestreckt, jedoch entwickeln sie hier zahlreiche, in Längsreihen angeordnete Spaltöffnungen, welche den unter-

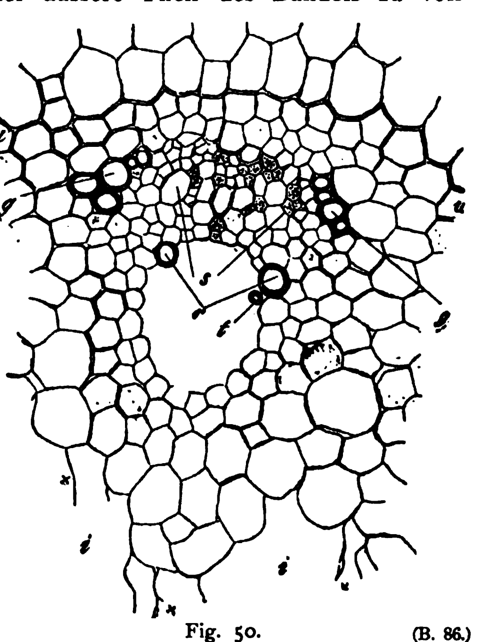
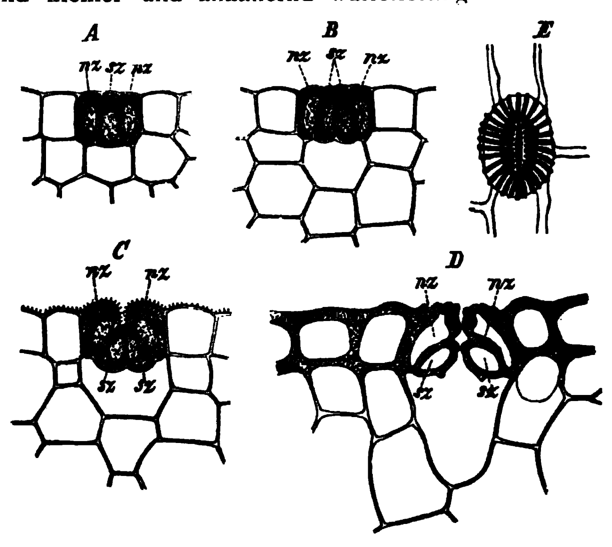


Fig. 50. (B. 86.)

Querschnitt durch das collaterale Gefässbündel eines erwachsenen Internodiums von *Equisetum palustre*; 145 mal vergr. — u Endodermis, i axiler innerer Luftkanal, s der Siebtheil, in welchem die Siebröhren durch die weiteren Lumina ausgezeichnet sind; an der nach innen gelegenen Seite des Bündels der Gefässtheil mit dem grossen, schizogen entstandenen Intercellulargange, in welchem die Buchstaben r, s, t, eingeschrieben sind. r persistende Ringtracheïden des Gefässtheiles, t ein der Wand anhaftendes Ringstück von der Membran einer grösstentheils zerstörten Ringtracheïde. — Nach DE BARY.

[1]) Die Ausbildung und Anordnung der sklerotischen, mehr oder weniger dunkel tingirten Endodermis, welche von PFITZER (PRINGSHEIM's Jahrb. VI) näher untersucht wurde, ist keineswegs eine bei allen Arten übereinstimmende, sondern eine zum Theil sehr verschiedene, so dass sie für die specielle Systematik verwerthet werden kann. In den Internodien der oberirdischen Sprosse umscheidet sie bei *E. limosum* und *litorale* in analoger Weise wie bei dem typischen Farnbündel jedes einzelne Bündel; bei anderen Arten jedoch, bei *E. arvense, Telmateja, silvaticum, pratense, palustre* und *scirpoïdes* umgiebt sie von aussen den Bündelkreis in seiner Gesammtheit und springt nur zwischen je zwei Bündeln etwas nach innen vor. Zu dieser äusseren Gesammt-

irdischen Achsen und den nach der Sporenaussaat absterbenden fertilen Stengeln gänzlich fehlen. Der Bau der ausgebildeten Spaltöffnungen, welcher auf den ersten Blick höchst eigenartig erscheint, wird am leichtesten mit Hülfe der von STRASBURGER klar gelegten Entwicklungsgeschichte verständlich. Die Mutterzellen der Spaltöffnungen, welche sich durch eine bedeutende Ansammlung von Protoplasma vor den Epidermiszellen auszeichnen, haben nicht die längliche Gestalt derselben, sondern sind kleiner und annähernd würfelförmig und aus ihnen wahrscheinlich durch das Auftreten einer zur Achse und zur Oberfläche des Stengels senkrecht ansetzenden Theilungswand hervorgegangen. Bei ihrer Entwicklung nehmen sie bedeutend an Volumen zu und erfahren in succedaner Folge zwei in der Richtung der Achse erfolgende anticline Theilungen, so dass die ursprüngliche Mutterzelle in drei neben einander liegende Zellen getheilt wird (Fig. 51, A). Mit dem nächsten Theilungsschritt wird die mittlere dieser Zellen durch eine den beiden vorhergehenden parallele Anticline halbirt (Fig. 51, B), die beiden mittleren Zellen werden zu den Schliesszellen (iz), die beiden seitlichen zu den Nebenzellen (nz). Die letzteren überwölben jedoch im Laufe der weiteren Entwicklung die Schliesszellen (Fig. C), so dass endlich nur ein enger Kanal übrig bleibt, der zu diesen, jetzt unteren Zellen führt (Fig. D). Gleichzeitig damit beginnt von oben und unten her die Bildung der Spalte zwischen den Schliess-



(B. 87.) Fig. 51.

Spaltöffnungen von *Equisetum limosum*, nach STRASBURGER. — A—D Entwicklung derselben im Querschnitt; bei A ist die Mutterzelle der Spaltöffnung bereits in drei Zellen zerlegt. sz Schliesszellen, nz Nebenzellen, unterhalb der Schliesszellen bei C und D die Athemhöhle, E Oberflächenansicht einer fertigen Spaltöffnung, die verkieselten, radialen Verdickungsleisten der Nebenzellen sehr deutlich zeigend. — A—D 350mal vergr., E 250mal vergr.

endodermis kommt bei *E. hiemale* und seiner Variation β *Schleicheri*, bei *E. trachyodon*, *ramosissimum*, und *variegatum* noch eine innere Gesammtendodermis, welche an der ganzen Innenseite des Bündelringes verläuft. In den Internodien des unterirdischen Stammes dagegen treten einige Verschiedenheiten von der eben angedeuteten Anordnung der Endodermis hervor, so namentlich bei *E. hiemale*, *ramosissimum*, *trachyodon*, wo jedes einzelne Bündel, wie bei *E. limosum*, noch durch eine Einzelnendodermis umscheidet wird, und bei *E. silvaticum*, wo in dem Rhizom noch eine innere Gesammtendodermis zur Ausbildung gelangt. Bei den meisten der untersuchten Arten freilich, bei *E. arvense*, *Telmateja*, *palustre*, *scirpoides*, *limosum*, *litorale*, und *variegatum* sind derartige Abweichungen nicht vorhanden; dagegen muss es auffallen, dass die knollenartigen Anschwellungen der unterirdischen Internodien in Bezug auf die Endodermis nicht die Structur der Internodien, denen sie ansitzen, zeigen; PFITZER fand hier (*E. palustre*, *arvense*, und *silvaticum*) die Bündel von je einer Einzelnendodermis umgeben, wie bei *E. limosum*. Weitere Einzelnheiten wolle man in der citirten Specialarbeit nachsehen.

zellen (Fig. D). Wie die gesammte Epidermis, so sind auch die Neben- und die Schliesszellen der Spaltöffnungen stark verkieselt, was besonders bei Oberflächenansichten der stark verkieselten, radialen Verdickungsleisten hervortritt (Fig. E). Unter der verkieselten Epidermis, welche selbst nach der Maceration in SCHULZE'scher Mischung und nachherigem Glühen die Umrisse der Zellen und die verkieselten Verdickungsleisten der Spaltöffnnngen im Wesentlichen noch deutlich erkennen lässt, liegt das hypoderme Sklerenchym, welches bei *E. limosum* allerdings weniger ausgebildet ist, bei anderen Arten dagegen, wie z. B. bei *E. hiemale* stark verkieselt und mit zahlreichen Tüpfelkanälen versehen ist. Auch dieser Theil des Rindengewebes ist farblos, und erst in der nach innen folgenden parenchymatischen, weicheren Gewebeschicht findet bei den oberirdischen Sprossen die Entwicklung von Chlorophyll statt, während die inneren, die Gefässe führenden Gewebetheile wieder chlorophyllfrei sind.

Bei der Verzweigung, für deren Erörterung die häufigste unserer einheimischen Arten, *Equisetum arvense*, als Ausgangspunkt dienen mag, treten in jedem Internodium des ausgebildeten Stengels wirtelig gestellte, achselständige Aeste hervor, welche den Rinnen der Blattscheiden entsprechen. Wie die Seitenknospen aller übrigen Gefässpflanzen sind auch die Knospen der Equiseten exogenen Ursprunges, wie neuerdings gleichzeitig von JANCZEWSKI und FAMINTZIN nachgewiesen worden ist. Die Seitenknospen entwickeln sich stets aus einer äusseren Zelle des Vegetationskegels, dicht oberhalb einer ringförmigen Blattanlage; die Lage dieser Zelle (Mutterzelle der Seitenknospe) ist aber im Weiteren noch dadurch bestimmt, dass sie stets einer Rinne der Blattscheide, niemals einer Rippe derselben gegenüberliegt. Die ursprüngliche Gestalt der Mutterzelle einer jeden Seitenknospe ist die eines viereckigen, rechtwinkeligen Prismas, dessen längere, etwas gebogene Seitenwände senkrecht zur Achse und zur Peripherie des Stammes stehen. Bei der Entwicklung der Knospen erfährt die äussere und die untere Wand eine Volumenvergrösserung (Fig. 52, A), während die der Stammachse zugekehrte Wand zunächst

Fig. 52. (B. 88.)

Entwicklung der Seitenknospen der Equiseten. (*E. arvense*). A—D Theile von Längsschnitten des Vegetationskegels, die erste Anlage der Seitenknospen (bei A) und die aufeinanderfolgenden Entwicklungsstadien derselben (bei B—D) darstellend; k Seitenknospe, s die ursprünglichen Hauptwände der Segmente. — Nach E. v. JANCZEWSKI. 200mal vergr.

gar keine Zunahme erkennen lässt; wol aber tritt sehr bald die erste Theilungswand auf (Fig. 52, B), welche stets parallel der oberen Seitenwand des Prismas ist und es wird nun bereits an der jungen Knospenanlage der allgemeine Wachsthums- und Theilungsmodus des Stammscheitels eingeleitet (Fig. C und D). Der Vegetationskegel der Knospe entwickelt sich daher auch in ganz gleicher Weise wie der des Stammes und erzeugt auch in ganz gleicher Weise die erste Blattscheide. Ehe jedoch dieselbe angelegt wird, krümmt sich die Achse der Knospe in Folge des bedeutend stärkeren Wachsthums der unteren Theile derselben um etwa 45° aufwärts, und es richtet sich also der Scheitel der Knospe in Folge von Hyponastie in die Höhe. Bald nach der Anlage der Blattscheide nimmt unterhalb derselben die erste Wurzel ihre Entstehung von einer Zelle des unteren Knospentheiles, und ihre weitere Entwicklung geht in gleicher Weise vor sich wie die der ersten Wurzel des Embryo; aber auch ihrer Anlage nach ist die erste Wurzel der Seitenknospen als eine völlig normale Bildung zu betrachten, welche von dem noch im meristischem Zustande befindlichen Gewebe ihren Ursprung nimmt, nicht aber von einem Theile des Dauergewebes. Während dieser Vorgänge bleibt die Blattscheide, in deren Achsel die Knospe angelegt worden war, nicht zurück, sondern nimmt schneller und bedeutender an Volumen zu, als die Knospe. In Folge dessen (Fig. D) wird dieselbe sehr bald von der oberen und unteren Blattscheide völlig umgeben, und da die beiden letzteren noch an ihrer Basis mit einander verwachsen und die Knospen in ihr Gewebe einschliessen, so machen derartige Knospen allerdings den Eindruck, als seien sie endogenen Ursprungs, wie man dies früher auch allgemein angenommen hatte. Bei dem weiteren Wachsthum durchbohrt die Knospe endlich die Blattscheide und tritt nach aussen als junger Zweig hervor, welcher an dem Stamm um etwa 45° inserirt erscheint.

Die Wurzeln, deren Entstehung (selbstverständlich mit Ausnahme der ersten Wurzel) an die Bildung der Seitenknospen gebunden ist, werden wie diese in Quirlen angelegt. In den Knospen der oberirdischen Sprosse gelangen sie jedoch nicht zu gleicher Vollkommenheit der Entwicklung, wie die Vegetationskegel. Eine solche Wurzel entwickelt sich allerdings anfangs vollständig normal, sie erzeugt eine deutliche Haube am Scheitel und ihr axiles Gewebe differenzirt sich zu Spiraltracheïden, welche mit den Bündeln des untersten Internodiums der Knospe sich vereinigen; hiermit hört aber das weitere Wachsthum der Wurzel auf, dieselbe gelangt nun in einen Ruhezustand, ohne unter den gewöhnlichen Verhältnissen je nach aussen zu treten. Bei den Seitenknospen der unterirdischen Sprosse dagegen entwickeln sich die Wurzeln vollständig und durchbrechen die sie umgebende Blattscheide, während die Knospen selbst sehr bald in einen Zustand der Ruheperiode gelangen; aus diesem tritt jedoch gegen Ende des Sommers je eine Knospe eines jeden Internodiums heraus und entwickelt sich zu einem kräftigen Spross, welcher im nächsten Frühjahr zu einem oberirdischen Stengel heranwächst.

Unter gewissen günstigen Bedingungen gelangen mehrere der in Ruhe befindlichen Knospen der unterirdischen Stengel zu einer weiteren Entwicklung, so z. B. wenn dieselben der Einwirkung des Sonnen-, resp. Tageslichtes ausgesetzt werden, wie dies schon von DUVAL-JOUVE versucht worden ist, der in diesem Falle einen Quirl von grün gefärbten Zweigen über jedem Quirl der Wurzeln sich entwickeln sah. Umgekehrt aber können auch die ruhenden Wurzeln oberirdischer Knospen zur weiteren Entwicklung gebracht werden, wenn abgerissene oberirdische Stengel in senkrechter Richtung etwa 1—2 Centim. tief in die Erde gesteckt werden, wie dies bereits von MILDE bei *E. variegatum* und *scirpioides* beobachtet wurde.

Bei *E. limosum* sind nicht alle Seitenknospen nach einem und demselben Typus gebaut, wie bei *E. arvense*, sondern es treten zwei streng gesonderte Modificationen auf; die eine derselben ist die der Seitenknospen, welche sich analog denen von *E. arvense* entwickeln, die andere Modification ist die der rhizogenen Knospen, welche sich nur auf die Bildung von Wurzeln beschränken und keinen Vegetationskegel ausbilden, wogegen stets mehr als eine Wurzel in jeder Knospe zur Entwicklung gelangt und die Anzahl derselben sogar bis auf sechs steigen kann. Diese rhizogenen Knospen von *E. limosum* finden sich nur in den unterirdischen Stengeln und in den untersten Theilen der oberirdischen Stengel, echte Seitenknospen nur in den mittleren Theilen der oberirdischen Stengel.

Während *E. palustre, silvaticum, Telmateja, pratense* u. s. w. in der Entwicklung der Seitenknospen im Wesentlichen mit *E. arvense* übereinstimmen, treten bei anderen Arten, wie z. B. bei *E. variegatum, hiemale, trachyodon* im Laufe der normalen Entwicklung die Seitenknospen der oberirdischen Stengel nicht hervor, sondern nur wenn der Gipfel des Stengels verletzt ist; die wenigen in einem solchem Falle zur Ausbildung gelangenden Zweige entspringen jedoch nur von den oberen Knoten des Stengels, sind aber dann sehr häufig fähig, fertil zu werden.

III. Lycopodinae.

In der Abtheilung der Lycopodinae sind im Nachfolgenden die Gattungen *Lycopodium, Psilotum, Tmesipteris, Phylloglossum (Lycopodieae), Selaginella (Selaginelleae)* und *Isoëtes (Isoëteae)* vereinigt worden. Die von SACHS in der IV. Auflage seines Lehrbuches angewendete Bezeichnung »Dichotomen« musste aufgegeben werden, weil es sich, wie aus dem Nachfolgenden hervorgeht, herausgestellt hat, dass ausser bei der Verzweigung der Wurzeln von *Lycopodium* und *Isoëtes* die einzelnen Wachsthumsvorgänge nicht durch »Dichotomie« eingeleitet werden, sondern die Verzweigung eine »monopodiale« ist.

Literatur, und Vorbemerkung: BISCHOFF, die Rhizocarpeen und Lycopodieen. 4° mit 7 Tafeln. Nürnberg 1828. — SPRING, Monographie de la famille des Lycopodiacées. Mem. de l'acad. roy. de Belgique 1842 u. 1849. — CRAMER, Ueber Lycopodium Selago. Pflanzenphysiolog. Unters. v. NÄGELI und CRAMER. Heft III. — NÄGELI und LEITGEB, Wachsthum und Entstehung der Wurzeln; in Beitr. z. wissenschaftl. Bot. Heft IV. — METTENIUS, Ueber Phylloglossum, Bot Ztg. 1867. — STRASBURGER, Die Coniferen und die Gnetaceen. Jena 1872. — SACHS, Lehrbuch der Botanik; IV. Auflage. — HOFMEISTER, Vergleichende Untersuchungen; Leipzig 1851. — HOFMEISTER, Zusätze und Berichtigungen, Pringsh. Jahrb. III. — DE BARY, Vergl. Anatomie 1877. — DIPPEL, Ueber die Zusammensetzung des Gefässbündels höherer Kryptogamen. — HEGELMAIER zur Morphologie der Gattung Lycopodium. Bot. Zeitg. 1872. — STRASBURGER, Einige Bemerkungen über Lycopodiaceen. Bot. Ztg. 1873. — BRUCHMANN, Ueber Anlage und Wachsthum der Wurzeln von Lycopodium und Isoëtes. Sep. Abdr. aus Jen. Zeitschr. f. Naturw. 1874. — RUSSOW, Vergleichende Unters. d. Leitbündel-Kryptog. Memoires de l'academ. St. Petersburg 1872. — BRAUN, über Blattstellung und Verzweigung der Lycopodiaceen. Bot. Ver. f. d. Prov. Brandenburg 1874 — PRANTL, Bemerkungen über die Verwandschaftsverhältnisse der Gefässkryptogamen. Verh. der phys.-med. Gesellsch. zu Würzburg. 1875. — ARCANGELI, Studii sul Lycopodium Selago. Livorno 1874. — PFEFFER, Die Entwicklung des Keimes der Gattung Selaginella. Bonn 1871. — BRAUN, Ueber d. Gatt. Selaginella, Monatsb. d. Berl. Akad. 1865. — Ders., Ueber die Isoëtes-Arten der Insel Sardinien. Monatsber. d. Berl. Akad. 1863. — BRAUN et BOUCHÉ, Selaginellarum nomenclator reformatus; Ann. d. sc. nat. sér V. Vol. X. 370. — BRAUN, Index seminum hort. bot. Berol. 1879 und 1859. — TREUB, Recherches sur les organes de la végétation de Selag. Martensii Spr. Leiden 1877. — Die in den einzelnen der genannten Abhandlungen niedergelegten Resultate und Auffassungen sind zum Theil untereinander, besonders aber zum Theil der folgenden Darstellung so vielfach Widersprechende, dass es aus Gründen des für diesen Theil des Handbuches zur Verfügung stehenden Raumes nicht möglich war, auf alle einzelnen entgegengesetzten früheren Angaben näher einzugehen. Es sei jedoch hinzugefügt, dass ausnahmslos überall da, wo nicht völlig übereinstimmende Beobachtungen vorlagen, wiederholte Prüfungen an lebendem oder Alkohol-Material

vorgenommen wurden, auf Grund deren erst die Abfassung der nachfolgenden Darstellung erfolgte. Die Resultate der zuletzt genannten, äusserst sorgfältigen Untersuchungen TREUB's haben sich jedoch fast bis auf die Einzelheiten bestätigt gefunden; sie sind daher fast ausnahmslos berücksichtigt worden, auch wenn es nicht in jedem einzelnen Falle näher angegeben ist.

1. Lycopodieae.

Lycopodium. Der Stamm der Gattung Lycopodium ist in der Regel ein lang auf die Erde kriechender, nur selten ein aufsteigender oder aufrechter (unter den einheimischen Arten nur bei *L. Selago)*; nur bei einigen epiphyten Arten der Tropen bildet er sich zu einem langherabhängenden Spross aus. An dem Vegetationskegel, dessen Bau bereits oben (S. 243) geschildert worden ist, werden, je nach den einzelnen Arten, mehr oder weniger dicht am Scheitel die Blätter angelegt, indem eine Gruppe von zwei oder mehr peripherischen Zellen hierbei eine erhebliche Volumenvergrösserung erfährt und sich zu einem Höcker emporwölbt (Fig. 31, B.) In dieser Blattprotuberanz treten darauf mit dem weiteren Wachsthum pericline und anticline Theilungen auf, welche in gleicher Weise wie bei der Entwicklung des Polypodiaceenblattes ansetzend auch sofort die Ober- und Unterseite des Blattes scharf bestimmen, daher auch auf Längsschnitten die jungen Blätter der Lycopodien denen der Farne mehr oder weniger gleichen. Bei der weiteren Ausbildung des Blattes dagegen tritt nach HEGELMAIER insofern eine Verschiedenheit von dem Farnblatte hervor, als die Differenzirung des Gewebes in basipetaler Weise vorschreitet; inwieweit jedoch diese Angabe richtig ist, muss noch weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben, ich konnte wenigstens bei der Differenzirung des Strangsystems der Blätter von *Lycopodium clavatum* die HEGELMAIER'sche Angabe nicht bestätigt finden. Im ausgebildeten Zustande sind die Blätter, welche im Verhältniss zur Grösse der Pflanze nur sehr klein bleiben, stets einfach, von einem einzigen Mittelnerven durchzogen, nicht gestielt oder gefiedert, sondern mit oft nur schmaler Basis sitzend; in der Regel sind sie linealisch, nadelförmig und mehr oder weniger vom Stengel abstehend *(L. clavatum, annotinum, Selago, inundatum)*, nur an den flachen, plattgedrückten Nebenzweigen von *Lycopodium alpinum* und *complanatum* treten einige wesentliche Abweichungen hervor. Hier sind die Blätter der aufeinanderfolgenden Paare ungleich, und dadurch, dass die Paare abwechseln, anscheinend vierzeilig geordnet. Die Blattstellung ist jedoch insofern eine andere, als bei den Selaginellen, als zwei Reihen seitliche, zwei dagegen mediane Stellung einnehmen, wobei die medianen (die oberen und unteren) die kleineren sind. Letztere allein sind dem Stengel angedrückt und oft bis auf die Spitze angewachsen (ähnlich wie bei *Thuja)*, während die Blätter der seitlichen Paare weit herab frei, scharf gestielt und deutlich zugespitzt sind.

Die Anordnung der Blätter ist eine höchst variable; wirtelige und spiralige Stellungen wechseln häufig auf einer und derselben Pflanze, nicht selten sogar auf einem und demselbem Spross; bei der spiraligen Stellung jedoch tritt durchweg die Eigenthümlichkeit sehr kleiner Divergenzen hervor, so z. B. nach BRAUN (Vergl. Unters. d. Ordn. d. Schuppen) für *Lycopodium clavatum* die Divergenzen $\frac{2}{9}$, $\frac{2}{11}$, $\frac{2}{13}$, $\frac{2}{15}$, $\frac{2}{17}$, und 4-, 5-, 6-, 7-, 8gliedrige Wirtel; für *L. annotinum*; $\frac{2}{7}$, $\frac{2}{9}$, und 4- und 5gliedrige Wirtel; für *L. inundatum:* $\frac{2}{9}$ und 5gliedrige Wirtel; für *L. Selago*: $\frac{2}{7}$, $\frac{2}{9}$, $\frac{2}{11}$ und 4- und 5gliedrige Wirtel.

Die Verzweigung des Stammes stimmt in den wesentlichsten Punkten mit der der Phanerogamen und der der übrigen Gefässkryptogamen überein und

ist als eine monopodiale aufzufassen. Dieselbe erfolgt an dem Vegetationskegel bereits oberhalb der jüngsten Blattanlagen und wird eingeleitet durch eine seitlich vom Scheitel sich hervorwölbende Protuberanz, bei deren centrifugalem Wachsthum eine Gruppe der peripherischen Zellen sich streckt und durch pericline Wände Theilungen erfährt, denen bei dem weiteren Wachsthum auch bald anticline Wände folgen. Es bildet sich somit allmählich ein ansehnlicher Höcker aus, in dessen centralen Theilen nun auch die Differenzirung des Procambiums beginnt, welches von dem Procambiumcylinder des Stammes ausgehend sich allmählich bis unter den Scheitel des neuen Sprosses fortsetzt. Die Protuberanz, welche also den Beginn der stattfindenden Verzweigung anzeigt, tritt somit seitlich an dem sich in seiner bisherigen Wachsthumsrichtung unverändert weiter entwickelnden Vegetationskegel auf, und wächst oft ziemlich schnell zu einem kräftigen Spross heran, dessen Beziehung zu den Blättern nicht in jedem Falle (am wenigstens in den complicirten Fällen der spiraligen Blattstellung mit kleinen Divergenzen) leicht zu erkennen ist.

Dass aber Beziehungen der Seitensprosse zu den Blättern stattfinden, hat bereits A. BRAUN ausgesprochen, der auf die Analogie des Verzweigungsmodus von *L. complanatum* und *alpinum* mit *Thuja* zuerst hinwies und besonders hervorhob, dass bei *L. complanatum* und *alpinum* das Verhältniss der Zweige zur Blattstellung dasselbe sei. wie bei *Thuja*, wo der Zweig genau über ein Seitenblatt fällt. Auch PRANTL hat bei *Psilotum* eine monopodiale Verzweigung gefunden. Die oberirdischen Sprosse desselben zeigen auf eine längere Strecke regelmässige Blattstellung mit der Divergenz $\frac{1}{3}$ (an stärkeren Stämmen kommen höhere Divergenzen mit longitudinalen Verschiebungen vor); bei der Verzweigung setzt nun der eine Spross, der Mutterspross, die Blattstellung fort, während der andere Spross, der Seitenspross, in der Blattachsel entspringend mit Prosenthese $\frac{1}{3}$ seine Blattspirale (in allen beobachteten Fällen homodrom) beginnt. Das Tragblatt ist aber dem Seitenspross (Achselspross) auf eine Strecke angewachsen. Man vergl. hierfür übrigens noch pag. 299.

In manchen Fällen, wie z. B. bei der Verzweigung der Aehrenstiele von *L. alpinum*, werden mehr oder weniger gleichzeitig zwei Seitensprosse gebildet, deren Anlage in ganz gleicher Weise vor sich geht, wie die der eben besprochenen Seitensprosse. Es entstehen daher in diesem Falle am Vegetationskegel zu zwei Seiten desselben Protuberanzen, welche sich sehr bald als junge Sprossanlagen kenntlich machen. Während nun die Spitze des Vegetationskegels ihre Weiterentwicklung einstellt, gelangt dieselbe allmählich in eine centrale Vertiefung, die beiden axillären Sprossanlagen aber bilden sich zu zwei von der bisherigen Wachsthumsrichtung der Hauptachse in ungefähr gleichem Maasse divergirenden Zweigen aus. Wir haben also hier einen ganz ähnlichen Modus der Verästelung, wie bei *Cystopteris montana* und *Phegopteris* (man vergl. S. 265); auch aus der CRAMER'schen Darstellung über die Verästelung von *L. Selago* ging bereits hervor, dass ein derartiger Verzweigungsmodus stattfindet.

Wenn nun allerdings über diese Wachsthumsverhältnisse weitere Untersuchungen nur erwünscht sein können, so steht doch andererseits so viel fest, dass bei den Lycopodien in der Wachsthumserscheinung der Verzweigung keine erheblichen Abweichungen von den übrigen Gefässpflanzen hervortreten. Bei einem Vergleich mit der verwandten Gattung *Selaginella* stellt es sich sogar heraus, dass dort alle Verzweigungen, auch die der Wurzeln monopodiale sind.

Adventivknospen. Echte Adventivknospen sind bis jetzt nur von STRASBURGER beobachtet worden, der sie auch nur bei wenigen Arten, *L. aloïfolium*, WALL, *verticillatum*, L., *taxifolium*, SW., und *reflexum*, LAM., gefunden hat. Sie zeigen sich ganz tief an der Basis des Stengels, dicht über dem Boden, treten hier meist in den Achseln der alten Blätter auf und sind dadurch merkwürdig, dass sie ganz peripherisch erzeugt werden. An ihrer Basis, dicht an der Mutterpflanze, oder, wie meist, noch innerhalb derselben, entspringt eine erste Wurzel, welche im letzteren Falle in dem Gewebe der Mutterpflanze parallel zur Oberfläche derselben längere Zeit fortwächst und oft erst weit unterhalb der Insertionsstelle der Knospe nach aussen tritt; weitere Wurzeln sind der Basis der Adventivknospe ausserhalb des mütterlichen Organismus inserirt. Nach der Ver-

wesung des Stengeltheiles, aus welchem diese Knospen entstanden sind, werden dieselben frei und sind im Stande zu selbständigen Pflanzen sich zu entwickeln.

Pseudo-Adventivknospen. Bei *L. inundatum* fand BRUCHMANN eine sehr bemerkenswerthe Form der Verzweigung, welche er als Pseudo-Adventivknospen bezeichnete. In der Anlage und ersten Entwicklung weichen dieselben von den oben beschriebenen Seitenzweigen nicht ab; das Innere dieser zunächst als Protuberanzen auftretenden Neubildungen wird jedoch alsbald durch longitudinale Theilungen der polygonalen Zellen zum Procambium, und zwar, bevor dies noch bei den nächst älteren Blättern geschieht. Nichts desto weniger werden diese Pseudo-Adventivknospen von den benachbarten Blättern der Mutterachse sehr bald überholt und völlig eingeschlossen; sie selbst gelangen hierbei in einen Zustand der Ruhe, bis sie bei günstiger Gelegenheit hervortreten und sich zum Aste weiter entwickeln. Nach eigener Bewurzelung nimmt dann die Verzweigung an Stärke zu und giebt bald anders entstandenen Zweigen nichts nach, verhält sich auch im Uebrigen ganz so, wie diese und wie die Mutterachse, von welcher nicht selten frühzeitig eine völlige Abtrennung erfolgt. Oft treten zehn und mehr solcher seitlicher Knospen an einem Exemplar hervor und selbst bei scheinbar schon abgestorbenen Stämmchen gelangen diese schlummernden Knospen noch zur Entwicklung.

Bulbillen. Eine den Pseudo-Adventivknospen des *L. inundatum* ganz analoge Form der seitlichen Anlagen, welche der vegetativen Vermehrung der Pflanze in ausgiebigster Weise dienen, sind die Bulbillen (Brutknospen) der Lycopodien mit schief aufsteigender Achse, *L. Selago* und einigen (nicht allen) verwandten Arten, insbesondere *reflexum*, *lucidulum*, *Haleakala*, BRACK., *serratum*, THUNB., und *erubescens*, BRACK. Die erste Anlage dieser seitlichen Sprosse geschieht in übereinstimmender Weise mit den im Vorhergehenden beschriebenen Formen der Seitenknospen. Ihre Blattstellung (anfangs decussirte Paare) beginnen sie mit zwei, transversal an dem Bulbillenträger inserirten Blättern; dann folgt das äussere Blatt des medianen Paares und fast unmittelbar darauf auch das innere, dann wieder ein transversales Blattpaar. Während die beiden Blätter des ersten transversalen Blattpaares gleich gross und auf die inneren Kanten der Knospe verschoben sind, wird das äussere Blatt des ersten medianen Blattpaares sofort grösser als das innere angelegt, und erfährt sehr schnell ein bedeutendes Breiten- und Längenwachsthum, so dass es auf verhältnissmässig noch jungem Zustande als Deckblatt der Knospe erscheint und früher auch von CRAMER und von STRASBURGER als solches gedeutet worden war. Die Lostrennung der Knospe von der Mutterpflanze erfolgt oberhalb des zweiten transversalen Blattpaares, wo das Internodium von Anfang an sehr dünn geblieben ist und gleichsam eingeschnürt erscheint; schon vor der Trennung lässt sich jedoch über der Einschnürung im inneren Gewebe die Anlage eines Würzelchens nachweisen, welches an abgefallenen Knospen unter günstigen Bedingungen bald auch äusserlich sichtbar wird, worauf auch das junge Stengelchen, dessen Gewebe mit Reservestoffen, insbesondere Stärke auf das reichlichste angefüllt ist, sich erheblich streckt und zu einem der Mutterpflanze gleichen Spross heranwächst.

Polstergewebe. Die Bauchseite des Stammes von *L. inundatum* erfährt stellenweise dadurch eine höchst eigenthümliche Wucherung des Gewebes (Polstergewebe), dass der Rindentheil zu einem mächtigen Gewebekörper anschwillt, in welchem nicht bloss eine gesteigerte Weitertheilung der Zellen stattfindet, sondern auch sehr bald eine Verschleimung der äusseren Zellenschichten. Während daher die letzteren weder durch Chlorzinkjod, noch durch Schwefelsäure und Jod blau gefärbt werden, wird die innere Zellenschicht des Polsters, sowie das gesammte Parenchymgewebe des Stengels sehr intensiv gefärbt. Die äusseren Zellschichten des Gewebepolsters sind nun vermöge ihrer schleimigen Zwischenmasse im Stande, Wasser in grösserer Menge an sich zu ziehen, und BRUCHMANN fasst daher die Funktion des Gewebepolsters nicht mit Unrecht dahin auf, dass es für die ganze Pflanze gewissermaassen als Wasserreservoir dient, um dieselbe zur Zeit der Trockenheit mit der gehörigen Feuchtigkeit zu versorgen.

Winterknospen. Recht eigenartig metamorphosirte Sprossenden fand HEGELMAIER noch bei *L. clavatum*. Die im August gebildeten Blattanlagen bleiben bei dieser Pflanze nicht selten klein und unentwickelt, es folgen ihnen aber in der Ausdehnung von 2—5 Umläufen der Blattstellung entwickelte Blätter, welche mit ihren basalen Theilen zu einem dicken Ringwulst vereinigt werden. Derselbe erreicht eine ziemliche Höhe, ist mehrfach von Gefässsträngen durchzogen und umgiebt

als eine solide Scheide die jungen Knospentheile, welche für diese Vegetationsperiode nun bereits ihr Wachsthum abschliessen (Winterknospen), während die übrigen, nicht in dieser Weise metamorphosirten sterilen Sprossenden nach längerer Zeit fortwachsen.

Gewebebildung. — Der beblätterte Stengel von *Lycopodium* wird von einem cylindrischen, axilen Gefässbündel durchzogen, welches von DE BARY als »radiales« bezeichnet worden ist und von dem typischen, concentrischen Farnbündel sich dadurch unterscheidet, dass der Gefässtheil aus mehreren radien- oder streifenartig vertheilten Platten besteht, zwischen denen meist noch schmälere Siebstreifen liegen (Fig. 53). Die Ausbildung der einzelnen Platten der beiden Bündelelemente ist eine centripetale; an den pheripherischen Enden der Gefässtheile liegen daher die Erstlingstracheïden, eine Gruppe sehr enger Tracheïden, welche durch höchst eigenthümliche, nach innen hineinragende, faserartige und oft als netzartig unter einander verbundene Verdickungen ausgezeichnet sind (Querbalken-Tracheïden). Diese Erstlingsgruppen bilden die Ausgangspunkte der Gefässbildung und man bezeichnet je nach der Anzahl derselben die Gefässbündel als ditri-polyarche. Bei den dorsiventral gebauten Arten sind die Gefässplatten derart angeordnet, dass ihre convexen Flächen stets dem Ventraltheile des Stammes, die Gruppen der Erstlingstracheïden dagegen den Flanken desselben zugewendet sind. Bei den radiär gebauten Arten sind die Gefässplatten mehr oder weniger radienartig angeordnet und verschmelzen mitunter stellenweise im Centrum des Bündels zu einem einzigen Gefässtheile, so dass an den Vereinigungsstellen ein concentrisches Bündel entsteht, welches in einigen Fällen (junge Sprosse von *L. Selago)* in der äusseren Gestalt den Bündeln der Blattstiele von *Asplenium*-Arten vergleichbar ist. Früher oder später trennen sich jedoch die Gefässplatten wieder, da sie niemals, auch nicht bei den dorsiventral gebauten Arten der Längsrichtung des Stengels genau parallel verlaufen, sondern in ihrem Längsverlauf mehr oder weniger deutliche Curven bilden, so dass benachbarte Gefässplatten nicht selten sich succesive vereinigen und trennen. Zwischen den Erstlingstracheïden je zweier benachbarter Gefässplatten liegen die dickwandigen und engen Erstlinge der Siebstreifen, welche, wie sämmtliche Elemente des Siebtheiles im Wasser stark aufquellen und durch Behandlung mit einer verdünnten Lösung von Jod in Kaliumjodid blau werden. Rings um die auf diese Weise angeordneten Gefäss- und Siebtheile liegt in der Regel noch eine Zone prismatischer Parenchymzellen, deren Gewebe durch mehrfache Intercellularräume durchbrochen wird. Die Ausbildung einer Endodermis scheint dagegen in vielen Fällen gänzlich zu unterbleiben oder nur darauf beschränkt zu sein, dass die Zellen des Rindengewebes nach dem Gefässbündel hin successive enger werden; in keinem Falle aber erreicht hier die Endodermis die Bedeutung wie bei den Filicineen. Die Blätter werden stets nur von einem einzigen, medianen Gefässbündel durchzogen, welches von der Insertionsstelle des Blattes bogig in dem Rindentheile des Stammes herabläuft und sich mit den Erstlingsgruppen der Gefässplatten vereinigt. Hiernach kann man den axilen Strang als einen stammeigenen auffassen, an dessen peripherischen Enden der Gefässplatten sich die Bündel der Blätter anlegen; diese Thatsachen lassen jedoch, wie DE BARY hervorhebt, ebenso gut auch zu, von einem polyarchen axilen Strange zu reden, welcher von seinen Gefässtheilen Zweige in die Blätter abgiebt.

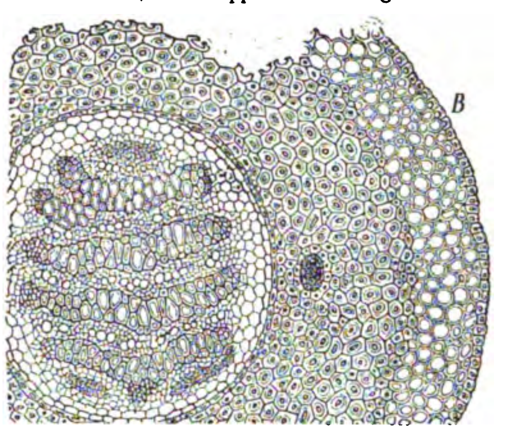


Fig. 53. (B. 88 a.)

Querschnitt eines Sprosses von *Lycopodium Chamaecyparissus*, A. BR. 100 mal vergr. — In der Mitte das radiale Gefässbündel, rechts davon in dem dichten Rindentheile ein Blattbündel, quer durchgeschnitten. Nach SACHS.

Das Gewebe des Blattes ist besonders bei *L. inundatum* von HEGELMAIER näher untersucht worden, der hierbei einige erwähnenswerthe Eigenthümlichkeiten fand. Die Spaltöffnungen führen zum Theil direkt zu den Tracheïden, da dieselben (Spiraltracheïden) bis zur äussersten

Spitze des Blattes hin gebildet werden, woselbst sie in eine einzige Spiraltrachaeïde auslaufen und nur von der auch hier noch Spaltöffnungen ausbildenden Epidermis bedeckt werden. Ferner ist hervorzuheben, dass unterhalb des Gefässbündels, dicht an dasselbe angrenzend, fast in der ganzen Länge des Blattes ein mächtiger cylindrischer Intercellularraum, resp. Schleimgang verläuft, der ungefähr die dreifache Grösse des Gefässbündels besitzt. Die erste Anlage dieses Kanales erfolgt bereits zu der Zeit, wo das Gewebe des Blattes sich noch in meristischem, also theilungsfähigem Zustande befindet, indem eine in der Mediane gelegene Gruppe von (im Querschnitt 4—5) Zellen ihr Wachsthum und ihre weiteren Theilungen sistirt. Diese Zellen sind zuerst durch den reicheren Inhalt stark licht brechenden Protoplasmas kenntlich; in Folge des bedeutenderen Wachsthums des umgebenden Blattgewebes, dem sie nicht zu folgen vermögen, strecken sie sich aber allmählich schlauchförmig und weichen endlich aus einander, da sie ihre Verbindung mit dem Blattparenchym nicht aufgeben. Darauf verlieren sie auch, wahrscheinlich durch einen osmatischen Vorgang, ihren bisherigen Inhalt, welcher nun als homogene Schleimmasse den übrigen Raum des Kanals ausfüllt. Auch die Aehrenblätter besitzen einen ganz ähnlichen Schleimkanal, der sonst nur noch in den Blättern von *L. alopecuroïdes* und bei *L. annotinum* beobachtet worden ist, bei letzterer Art in den Randverbreiterungen, welche an den dorsalen Flügelleisten der Aehrenblätter vorspringen.

Die Anlage der Wurzeln, welche stets in acropetaler Folge stattfindet, (man vergl. S. 249), erfolgt ausser bei *L. Selago* und seinen Verwandten nur auf der dem Boden aufliegenden Seite des Stammes, wo auch die Gefässtheile des axilen Stranges häufig stärker entwickelt sind. Wir finden also hier den oben (S. 255) erörterten dorsiventralen Bau wieder, wogegen bei *L. Selago* der Aufbau des Stengels ein radiärer ist und die Wurzeln (an dem mit Erde bedeckten Stammtheile) ziemlich allseitig hervortreten. Bei *L. inundatum* fand BRUCHMANN, dass nach allmählicher Drehung eines etwa 1 Centim. langen Zweiges, in Folge deren der ursprüngliche Dorsaltheil schliesslich der Erde zugekehrt wurde und derselben dicht auflag, an dem letzteren die Wurzeln erzeugt wurden, während die Blätter sich von diesem nach der nun dem Lichte zugekehrten Seite zuwendeten. Ob demnach Feuchtigkeit und Dunkelheit wirklich die alleinigen Faktoren sind, welche, wie BRUCHMANN meint, bei den dorsiventral gebauten Lycopodien die Anlage der Wurzel an einer bestimmten Stelle begünstigen, muss jedoch noch weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben.

Bei *L. Selago*, wie überhaupt bei allen Lycopodien mit schief aufsteigender Achse findet die Bildung innerer Wurzeln statt, d. h. solcher Wurzeln, welche — in ähnlicher Weise wie die auf S. 269 beschriebenen Wurzeln der Marattiaceen — sich nur äusserst langsam von ihrem Entstehungspunkte am centralen Gefässbündelcylinder des Stammes entfernen, oft 5 und mehr Centim. lang in dem Gewebe des Stammes herablaufen und dort sogar mitunter dichotomiren. Erst an solchen Stellen, die sich an oder unter der Erde befinden, treten sie hervor, dann aber in der Regel zu mehreren, büschelartig vereinigt. Das die junge Wurzel umgebende Gewebe des Stammes gestaltet sich dabei zu einer sklerenchymatischen Scheide stark verdickter Zellen, aus welcher bei geeigneten Längsschnitten die Wurzel ohne Weiteres herausgezogen werden kann. Erreichen jedoch diese Wurzeln nicht diejenigen Stellen, an welchen sie das Gewebe des Stammes zu durchbohren vermögen, so bleiben sie auch in älteren Stämmen ziemlich unversehrt, die Scheide aber erlischt an der Wurzel, ohne unter dieselbe zu greifen, und es ist nach der Ansicht STRASBURGER's wol möglich, dass bei eintretender Zerstörung der unteren Stammpartien solche Wurzeln noch der Weiterentwicklung fähig seien. Bei *L. Selago* werden derartige Wurzeln selbst in den Bulbillen, welche mit der Mutterpflanze noch in Verbindung stehen, bereits angelegt, die Ausbildung der sklerenchymatischen Scheide erfolgt jedoch erst in den späteren Entwicklungszuständen der Bulbillen. Der Bau der ausgebildeten Wurzel stimmt im Allgemeinen mit dem des Stengels überein, bei sehr dünnen Wurzeln jedoch, z. B. denen von *L. inundatum*, ist das Gefässbündel meist nur sehr einfach gebaut und es umgiebt hier der meist nur wenig ausgebildete Siebtheil den im Querschnitt sichelförmigen, diarchen (g) Gefässtheil.

Die Vegetationsorgane der drei zunächst noch zu den *Lycopodieae* (im engeren Sinne) gestellten Gattungen *Psilotum, Tmesipteris* und *Phylloglossum* sind bei der Seltenheit des Untersuchungsmaterials zum Theil nur recht lückenhaft bekannt, so dass über dieselben zur Zeit nur die nachfolgenden, wenigen Andeutungen gegeben werden können.

Psilotum. Der Stamm, resp. die oberirdische Sprosse der Pflanze bleiben in der Ausgiebigkeit der Blattbildung noch erheblich hinter der Gattung *Lycopodium* zurück; die (sterilen) Blätter stehen sehr zerstreut, sind äusserst klein, fast nur schuppenartig und werden von keinem Gefässbündel durchzogen. Wurzeln fehlen der Pflanze gänzlich, ihre Functionen werden von den in der Erde befindlichen, zahlreichen, wurzelähnlichen Verzweigungen des Stammes vollzogen, welche in zweierlei Modificationen auftreten. Die einen liegen meist oberflächlich, steigen mit ihren Enden etwas schief auf, sind kräftiger und in der Nähe der Spitze mit einigen wenigen sehr kleinen, pfriemförmigen und chlorophylllosen Blättchen besetzt; es sind dies die später sich über den Boden erhebenden und fructificirenden Sprosse. An der zweiten schmächtigeren Modification der Verzweigungen, welche sämmtlich bedeutend tiefer unter der Erde liegen, ist äusserlich eine Blattentwicklung nicht zu erkennen; die genauere Untersuchung des Meristemscheitels lehrt jedoch, dass Anlagen seitlicher Organe vorhanden sind, welche allerdings nur aus wenigen Zellen bestehen und über die Oberfläche des Gewebes nicht hervorragen. Somit wird es auch morphologisch erklärlich, dass die Verzweigungen der zweiten Modification gelegentlich in die der ersten sich umwandeln können und zu oberirdischen Sprossen heranwachsen. Der an den Sprossenden stattfindende Wachsthums- und Theilungsmodus ist bereits auf S. 245 erörtert worden; die Verzweigung ist wie bei den übrigen Lycopodieen eine monopodiale (man vergl. pag. 295); sie nimmt in analoger Weise wie bei *Lycopodium* seitlich und unterhalb des Scheitels ihren Ursprung und wölbt sich als eine Zellenwulst hervor, während an der Spitze des Vegetationskegels das bisherige Wachsthum unverändert fortschreitet. Auch aus den früheren Mittheilungen von Nägeli und Leitgeb geht hervor, dass die Verzweigung eine seitliche ist; obgleich dieselben allerdings eine tetraëdrische Scheitelzelle des Stammes annehmen, so betonen sie doch ganz ausdrücklich, dass die Verzweigungen nicht durch eine Gabelung der »Scheitelzelle« (d. h. also nicht durch Dichotomirung) angelegt werden, sondern von einem Segment derselben, also seitlich und unterhalb des Scheitels ihre Entstehung nehmen.

Der Bau des Stammes weicht von dem der Gattung *Lycopodium* mehrfach ab. Der oberirdische Stengel wird von einem stammeigenen Strange durchzogen, welcher keine Aeste an die Blätter abgiebt; das den Strang bildende axile Gefässbündel ist polyarch, aber wesentlich anders gebaut, als das der Gattung *Lycopodium*. Vor Allem fällt ein das Bündel in seiner ganzen Länge durchziehender, mächtiger centraler Strang prismatisch gestreckter, stark verdickter und hin und wieder getüpfelter Sklerenchymzellen auf, welche in ihrem Längsverlauf von dem zumeist aus Treppentracheïden bestehenden Gefässtheil mehr oder weniger vollständig umschlossen werden; der letztere erscheint daher auf den successiven Querschnitten entweder als ein zusammenhängendes Ganze oder wird nur durch eine oder wenige vorspringende Sklerenchymzellen in zwei bis drei Theile getrennt. Dicht an den Gefässtheil ist der Siebtheil gelagert, welcher nebst dem ihm umgebenden und ihm zum Theil durchsetzenden Parenchym nur wenige Zellenlagen umfasst. Die das Bündel rings umschliessende Endodermis ist, besonders in den basalen Theilen des Stengels, mehrschichtig und weicht von der der Filicineen dadurch auffallend ab, dass nicht sämmtliche Zellen jeder concentrischen Reihe verdickt sind und die oft die Hälfte des Lumens occupirenden Verdickungen mehrfach nur in radialer Richtung stattfinden; der stark verdickte Theil der Membran ist ebenso wie bei den Farnen dunkel rothbraun gefärbt. Unter der Epidermis befindet sich eine breite Schicht dickwandigen, gelbbraun tingirten Sklerenchyms; die Aussenseite der Epidermiszellen ist stark cutilculrisirt, der verdickte Theil ist deutlich geschichtet und gestreift. In den unterirdischen Sprossen gelangt das Bündel nur zu einer sehr rudimentären Entwicklung. Der Gefässtheil besteht nach de Bary nur aus 3—6, durch zartwandige Elemente getrennten Netz- und Treppentracheïden, welche von 2—4 Lagen zarter spindelförmiger Zellen umgeben werden. Von Siebröhren, welche de Bary in den oberirdischen Stengeln auffand, konnte derselbe hier nichts erkennen.

Tmesipteris. Die oberirdischen Sprosse sind einfach, nicht verzweigt und im ganzen Gebiet der Lycopodieen durch die bedeutendere Ausgiebigkeit der Blattentwicklung ausgezeichnet; die Blätter sind in der äusseren Gestalt sowol als in der anatomischen Beschaffenheit denen der höher organisirten Pflanzen nicht unähnlich. Es findet daher auch bei ihrer Entwicklung die in den Blättern von *Psilotum* ausbleibende Differenzirung eines medianen Gefässbündels statt, welches den Mittelnerv bildet und das Blatt der ganzen Länge nach durchzieht. Auch die Epidermis, welche bei den Blätern von *Psilotum* als selbständige Zellschicht kaum zu unterscheiden ist, wird hier vollständig ausgebildet und besitzt Spaltöffnungen. An der Spitze des Blattes, oberhalb der Stelle, wo das Gefässbündel endigt, vereinigen sich sogar die stark verdickten Epidermiszellen noch zu einer über die Blattflächen weit hinausragenden Stachelspitze, welche scheinbar die Verlängerung des Mittelnerven bildet. Der Bau des Stengels stimmt im Wesentlichen mit dem von *Psilotum* überein; jedoch liegen im Centrum des Gefässbündels an Stelle des mächtigen Sklerenchymstranges nur dünnwandigere Elemente, wenigstens konnte ich an dem mir zu Gebote stehenden Material von *Tmesipteris tannensis* die RUSSOW'che Angabe nicht bestätigt finden, der einen gleichen centralen Strang wie bei *Psilotum* beschreibt. Die Verbindung (resp. Abzweigung) der Blattspurstränge mit dem axilen Gefässbündel des Stengels ist eine sehr deutliche. Die Wurzeln gleichen nach RUSSOW in ihrem Bau in einiger Beziehung den Wurzeln der Farne, sind aber bei ihrer Anlage und Anordnung am gesammten Pflanzenkörper noch nicht näher untersucht.

Phylloglossum. Die nur durch eine einzige Species (*P. Drummondii*, KUNZE) vertretene Gattung erinnert in der äusseren Gestalt an *Ophioglossum*. Die Achse endigt in einer Sporangienähre und ist an ihrem Grunde zu einer Knolle angeschwollen, oberhalb deren die den Isoëtes-Blättern nicht unähnlichen Blätter zu zwei oder (meist) mehreren inserirt sind. Die Knolle selbst ist von einer locker anliegenden Scheide umgeben, welche nebst der Epidermis der Knolle durch eine Loslösung der äusseren Zellenlagen von dem inneren, mit Stärke erfüllten Theil entstanden ist, und bis zur Insertionsstelle der Blätter reicht. Unterhalb der Blätter (aber auch oberhalb der Knolle) treten eine oder wenige Adventivwurzeln aus der Achse hervor; ihnen gegenüber, oder bei der Entwicklung nur einer Adventivwurzel dieser diametral entgegengesetzt entspringt an der Basis eines (in der Regel nicht zur völligen Ausbildung gelangendes) Blattes, ebenfalls als adventive Bildung, eine zweite, an einem stielrunden Träger befestigte Knolle, in welcher man auf einem Längsschnitte eine Knospe, die Anlage für die Pflanze der nächsten Vegetationsperiode, erkennt. METTESIUS, dem wir die genauesten Angaben über die seltene, bis jetzt nur in einigen Gegenden von Neu-Holland, Tasmanien und Neuseeland gefundenen Pflanze verdanken, weist daher mit Recht darauf hin, dass diese Wachsthumsvorgänge trotz der äusserlich scheinbaren Uebereinstimmung keine vollständige Analogie mit den Orchideen darstellen, da die Knollen der letzteren keine adventiven Bildungen sind. Die Knolle von *Phylloglossum* besteht aus rein parenchymatischem Gewebe, in welchem eine Ausbildung von Gefässbündeln nicht stattfindet; dieselbe erfolgt erst oberhalb der Ansatzstelle der Wurzel und scheint am meisten sich den analogen Wachsthumserscheinungen von *Isoëtes* zu nähern (man vergl. daselbst); auch die Lage des Gefässbündels in der Wurzel ist eine ähnliche excentrische, wie bei *Isoëtes*.

2. Selaginelleae.

Selaginella. Ueber die Wachsthumsvorgänge des im acropetalen Längenwachsthum begriffenen Vegetationskegels ist bereits in dem allgemeinen Theile das Wichtigste mitgetheilt worden (man vergl. pag. 244 ff.), so dass es genügen mag, hierauf zu verweisen.

Die stets einfachen Blätter der Selaginellen lassen nur bei einigen wenigen Arten (z. B. *S. spinulosa*) eine complicirtere Anordnung, ähnlich der der meisten Lycopodien erkennen, und sind in diesem Falle auch sämmtlich von gleicher Grösse und Gestalt. Bei den meisten Arten dagegen sind die Blätter an dem zierlichen und dünnen Stengel in alternirenden, sich kreuzenden Paaren angeordnet, und zwar so, dass bei niederliegendem Stengel je zwei Reihen auf die Oberseite und je zwei auf die Unterseite fallen; die letzteren (die Seitenblätter nach SPRING) sind

die grösseren, die ersteren dagegen die kleineren (die Mittelblätter nach SPR.). Die regelmässige Anordnung ist aber, wie die Entwicklungsgeschichte lehrt, nicht die Folge einer späteren Verschiebung der Blätter, sondern wird bereits mit der Anlage eines jeden neuen Blattes eingehalten; aber es findet keine Beziehung zwischen den jungen Blattanlagen und den Segmenten der Scheitelzelle (wo eine solche vorhanden ist) statt. Die Anlage der Blätter erfolgt vielmehr, wie zuerst TREUB bei *S. Martensii* richtig erkannt hat, in ähnlicher Weise wie bei den Lycopodien mit gestrecktem Vegetationskegel, also dadurch, dass unterhalb des Scheitels zwei oder mehrere Aussenzellen sich zu einer Protuberanz hervorwölben. Das Wachsthum des jungen Blattes stimmt in der Regel schon von Anfang an mit dem bei der Entwicklungsgeschichte des Farnblattes geschilderten Randzellenwachsthum mehr oder weniger überein; auch die frühzeitig erfolgende, scharfe Trennung der Ober- und Unterseite des Blattes findet in gleicher Weise statt.

Auf der inneren Seite der Blattbasis, bei den fertilen Blättern, oberhalb des Sporangiums entwickelt sich frühzeitig das Züngelchen (Lingula), ein aus parenchymatischem Gewebe bestehender, birnförmiger Zellkörper, welcher durch den Mangel an Chlorophyll und die geringe Grösse seiner Zellen sich deutlich von dem benachbarten Gewebe des Blattes abhebt. Er ist seiner Anlage am Blatte nach ein Trichomgebilde, vergleichbar der Lingula von *Isoëtes* (pag. 307), obschon er sich von derselben bei seiner Entstehung insofern unterscheidet, dass er nicht von einer Zelle, sondern von mehreren Zellen der Epidermis seinen Ursprung nimmt. Mit dem massigeren Theile aber ebenfalls dem Mutterorgan inserirt, ragt auch die Lingula von *Selaginella* wie ein Züngelchen aus dem Blattgrunde hervor.

Die Verzweigung ist auch bei *Selaginella* nicht auf eine Gabelung des Vegetationskegels, resp. der Scheitelzelle, zurückzuführen, sondern eine monopodiale, wie bei allen Lycopodinen; die hierbei stattfindenden Wachsthumsvorgänge stimmen daher in der Hauptsache mit den oben wiederholt beschriebenen Vorgängen der Verästelung der übrigen Lycopodinen überein. Die Zweige entspringen, wie auch die Anordnung der Blätter sein möge, nach A. BRAUN abwechselnd rechts und links aus den Seiten des Stammes, wodurch eine zweizeilige Anordnung derselben entsteht. Diese wiederholt sich in allen weiteren Graden der Verzweigung, wobei genau oder mit geringer Abweichung dieselbe Ebene eingehalten wird. Hierdurch erklärt sich die Bildung der flachen, bei vielen Selaginellen an mehrfach-gefiederte Farnblätter erinnernden Sprosse.

Die entgegengesetzten Angaben PFEFFER's, der eine sich gabelnde Scheitelzelle annahm, sind für die erwachsene Pflanze durch TREUB, dessen Resultate ich gerade in diesem Punkte auf das Deutlichste bestätigt fand, hinlänglich widerlegt worden, und es ist somit anzunehmen, dass bei der sonst völlig hiermit übereinstimmenden Entwicklung des Keimpflänzchens ein dichotomer Vorgang überhaupt nicht stattfindet.

Bei der Anlage einer Seitenknospe, welche — wie bei der Gattung *Lycopodium* — in der Regel früher als die des Tragblattes stattfindet, erfahren einige seitlich und unterhalb des Scheitels gelegene äussere Zellen des Vegetationskegels ein gesteigertes Wachsthum und wölben sich unter vermehrter Theilung ihrer Zellen zu einer Protuberanz hervor, während der Vegetationskegel selbst sein bisheriges Längenwachsthum fortsetzt. Der junge Seitenspross wächst somit mit geschichtetem Bau, ohne eine Scheitelzelle, selbst wenn, wie z. B. bei *S. Martensii*, der Vegetationskegel des Stammes eine solche besitzt und bei seinem weiteren Wachsthum stets behält.

Bei *S. Martensii* jedoch, sowie bei allen bis jetzt beobachteten Arten, deren Vegetationskegel mit Scheitelzelle wachsen, erfährt sehr bald eine der am Scheitel der jungen Sprossanlagen befindlichen Zellen eine merkliche Vergrösserung ihres Volumens, erhält die Form eines vierseitigen

Keiles und bildet darauf sich zu einer, nach der bisherigen Auffassung als Scheitelzelle zu bezeichnenden Zelle aus, in welcher eine Segmentirung nach den vier Seitenflächen hin durch decussirt gestellte Anticlinenpaare stattfindet. Diese Scheitelzelle erhält somit einen Theilungsmodus, welcher mit dem der Keimachse von *S. Martensii* völlig identisch ist (man vergl. pag. 228 und Fig. 29, D). Aber auch darin stimmen die jungen Sprossanlagen mit den Keimachsen überein, dass nach einiger Zeit (bei den Seitensprossen stets vor einer neuen Verzweigung) eine Aenderung der Zellenanordnung am Scheitel eintritt, derzufolge die vierflächig zugeschärfte Scheitelzelle in eine zwei- oder dreiflächig zugeschärfte umgewandelt wird, wie sie an älteren Sprossenden stets beobachtet wird. Die Umänderung der Scheitelzelle geht aber bei *S. Martensii* dadurch vor sich, dass eine oder zwei der neu auftretenden Anticlinen den vorhergegangenen der decussirten Paare nicht parallel sind, sondern auf der vierseitigen Grundfläche sich der Richtung von Diagonalen nähern.

Eine höchst eigenartige, in der Gattung *Selaginella* aber vielfach verbreitete Form der Verzweigung sind die von NAEGELI und LEITGEB als »Wurzelträger« bezeichneten seitlichen Sprossungen, an deren Enden sich die Wurzeln, meist zu mehreren, endogen entwickeln, während die Ausbildung dieser Sprossungen zu beblätterten Zweigen bei den meisten Arten unter den normalen Wachsthumsbedingungen nur seltener vor sich zu gehen scheint. Die Wurzelträger werden stets mehr oder weniger dicht an den Insertionstellen der normalen Zweige angelegt, oft, wie z. B. bei *S. Martensii* zu zweien, der eine auf dem Dorsaltheile, der andere auf dem Ventraltheile des Stammes; von diesen beiden erfährt jedoch in der Regel nur der letztere eine weitere Entwicklung, der erstere bleibt mehr oder weniger rudimentär. Indessen erfolgt die Anlage der Wurzelträger nie gleichzeitig mit der des normalen Zweiges, sondern meist erst erheblich später.

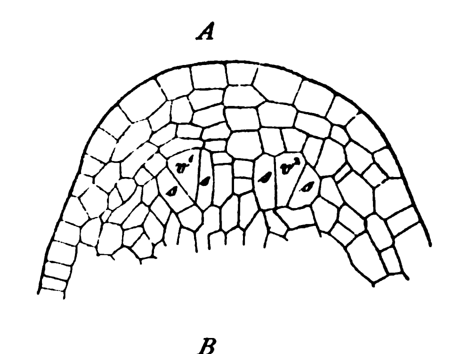
Die erste Anlage eines Wurzelträgers macht sich kenntlich durch eine kleine, aber scharf bestimmte Protuberanz, welche bei mehreren Arten gleich von Anfang an ein Wachsthum »mit geschichtetem Bau« erfährt; bei anderen Arten dagegen, wie z. B. bei *S. Martensii* lässt sich der Ursprung dieser Protuberanz auf drei durch ihre Grösse vor den Nachbarzellen ausgezeichnete Zellen zurückführen. Im letzteren Falle wird bei der weiteren Entwicklung am Scheitel der jungen Anlage eine vierflächig zugespitzte, pyramidale Zelle (Scheitelzelle) gebildet, deren Segmentirung durch den Hauptwänden der Reihe nach parallele Anticlinen geschieht, so dass immer vier aufeinander folgende Segmente gebildet werden. An dem sich weiter entwickelnden Wurzelträger (also an dem von der Ventralseite des Stammes entspringenden) findet darauf eine Umwandlung der zugespitzten Scheitelzelle in eine prismatische in ganz analoger Weise statt, wie ich es bei der Entwicklung des Farnblattes gefunden habe, indem auch hier durch eine pericline Wand die Gestaltsveränderung der Scheitelzelle herbeigeführt wird. Der Unterschied von dem analogen Wachsthumsvorgange bei der Entwicklung des Farnblattes besteht im Wesentlichen nur darin, dass hier eine wirklich prismatische Zelle, von der Form eines vierseitigen Prismas entsteht, von welcher sich natürlich ausser der basalen je vier laterale Segmentreihen abgliedern; die Anzahl der bei jedem Turnus entstehenden Basalreihen ist nicht constant, beträgt aber meistens zwei. Auch darin tritt die Analogie mit dem Farnblatte hervor, dass in den basalen Zellen allein die Differenzirung des procambialen Stranges vor sich geht. Diesen Wachsthumsmodus behalten die Wurzelträger bei, bis sie in die Erde eindringen, worauf in der weiter unten zu erörternden Weise an ihren Enden die Wurzeln angelegt werden. Mitunter werden aber auch die Wurzelträger zu normalen, beblätterten Sprossen, deren erste Blätter alsdann die

Gestalt von Keimblättern erhalten; erst die später zur Anlage kommenden Blätter nehmen allmählich die Form und die Anordnung der normalen Blätter an.

Bei *S. Martensii* fand PFEFFER an derartigen Sprossen auch Verzweigungen und Sporangienstände, welche sich jedoch nur auf die Entwicklung von Mikrosporangien zu beschränken scheinen Mit der allmählichen Ausbildung der Wurzelträger in normale, beblätterte Sprosse ändern dieselben ihre bisherige, der Erde zugewendete Wachsthumsrichtung derart, dass die Sprosse, welche aus einem von der Unterseite des Stammes entspringenden Wurzelträger hervorgegangen sind, direkt in der Verzweigungsebene des Stengels weiterwachsen, während die durch die Ausbildung eines oberen Wurzelträgers entstandenen, anfangs der Erde zuwachsenden, beblätterten Sprosse sich rückwärts umschlagen, um ihre Oberseite (Lichtseite) dem Lichte zuzuwenden. Ob die Umwandlung der Wurzelträger zu beblätterten, normalen Sprossen dadurch erleichtert, resp. bedingt wird, dass die oberhalb derselben inserirten, normalen Zweige entfernt werden, bedarf noch weiterer Bestätigung, ist indessen nach unseren heutigen Kenntnissen nicht unwahrscheinlich. Auch HOFMEISTER theilt bereits mit, dass derartige Sprosse sich sehr leicht bilden, wenn Bruchstücke des Stengels auf lockerem Boden feucht und warm gehalten werden.

Die Anlage und Entwicklung der Wurzeln findet entweder am Ende der zu Wurzelträgern umgestalteten Sprosse, oder, wenn diese fehlen, an den normalen Sprossen statt; im letzteren Falle erfolgt sie bereits am Meristem des Vegetationskegels, unterhalb des Scheitels, und geschieht übereinstimmend mit der Anlage und Entwicklung der ersten Wurzel. Im anderen Falle beginnt die Bildung der Wurzeln dann, wenn die Wurzelträger in die Erde eingedrungen sind; nur in einem sehr feuchten Raume vermag die Bildung von Wurzeln schon vorher vor sich zu gehen. Bei *S. Martensii* giebt sich die mit der Bildung von Wurzeln am Scheitel des Wurzelträgers auftretende Aenderung des Wachsthumsmodus zunächst darin zu erkennen, dass die Segmentirungen der prismatischen Scheitelzelle unregelmässiger werden und endlich ganz aufhören, wobei auch die bisherige prismatische Gestalt der den Scheitel einnehmenden Zelle verloren geht, so dass der Scheitel des Wurzelträgers, wie bei den Arten, welche gleich von Anfang an mit geschichtetem Bau wachsen, nun ebenfalls von mehr oder weniger gleichartigen Zellen bedeckt wird. Darauf nehmen unterhalb des Scheitels, nur von ein oder zwei Zellschichten bedeckt, eine oder mehrere Zellen bedeutender als die Nachbar-

A



B



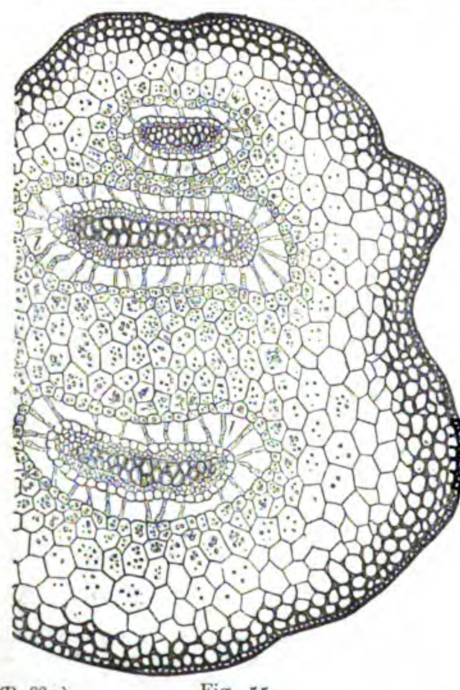
Fig. 54. (B. 88b.)

Entwicklung der Wurzeln an den organischen Enden der Wurzelträger von *S. Martensii*, nach TREUB. — A und B zwei Längschnitte zweier aufeinander folgenden Entwicklungsstadien. v die Scheitelzelle der jungen Wurzelanlagen, s die ersten Segmentirungen. A 230 mal, B 270 mal vergr.

zellen an Volumen zu und werden zu Mutterzellen der neu entstehenden Wurzeln, während die dieselben bedeckenden Zellenlagen durch pericline Theilungen in drei, resp. vier Zellschichten zerfallen (Fig. 54, A). Nach der Bildung von 2 oder 3 Anticlinen geht die Mutterzelle der Wurzel allmählich in die Gestalt einer tetraëdrischen Wurzelscheitelzelle über (Fig. 54, B), wie solche schon pag. 246 erörtert worden ist; auch die Wachsthums- und Theilungsvorgänge am Scheitel der Wurzelanlage lassen nunmehr keine wesentlichen Abweichungen von dem allgemeinen, schon pag. 246 beschriebenen Wachsthumsmodus der Wurzeln der Gefässkryptogamen erkennen. Die Anzahl der auf diese Weise in einem Wurzelträger zur Entwicklung gelangenden Wurzeln ist oft eine sehr beträchtliche; aber die jungen Wurzeln durchbohren bei ihrem Längenwachsthum nie die sie bedeckenden Zellschichten des Wurzelträgers, sondern werden später abgestossen, zunächst aber dienen sie den jungen Wurzeln zum Schutz, so lange die die Wurzelhaube bildenden Kappenzellen noch nicht zahlreich genug sind.

Hieraus geht aber nicht bloss eine beachtenswerthe Uebereinstimmung mit der Anlage und Entwicklung der ersten Wurzel des Keimpflänzchens von *S. Martensii* hervor, sondern auch die Nothwendigkeit, die Auffassung über die Entwicklung derselben (man vergl. pag. 227) dahin zu ändern, dass die die Mutterzelle der Wurzel nach aussen bedeckenden Zelle, resp. Zelllage des Embryo nicht als erste Kappenschicht gedeutet werden darf, da wir hier den lehrreichen Fall vor uns haben, dass meist mehrere Wurzeln gleichzeitig an den Enden der Wurzelträger zur Anlage gelangen.

Bei der Verzweigung der Wurzeln von *S. Martensii*, welche, wie die der Wurzelträger nicht selten eintritt, wird eines der von der Scheitelzelle abgetrennten Segmente zur Mutterzelle der Seitenwurzel und erhält bald die Gestalt und den schon erörterten Theilungsmodus einer Wurzelscheitelzelle; also auch hier tritt keine Gabelung der Scheitelzelle ein, ein rein dichotomer Vorgang findet bei der Entwicklung der Vegetationsorgane der Selaginellen überhaupt nicht statt, sondern die Verzweigung ist überall eine »monopodiale«.



(B. 88 c.) Fig. 55.
Selaginella inaequalifolia, Querschnitt des Stammes; nach SACHS. — l der das Gefässbündel rings umgebende Intercellularraum. 150mal vergr.

Anatomisches. — Die Epidermis des Stammes ist nicht immer deutlich von dem darunter liegenden Parenchym abgegrenzt und wird wie dieses von mehr oder weniger langgestreckten, prismatischen Zellen gebildet. Spaltöffnungen sind zwischen den Epidermiszellen des Stammes noch nicht beobachtet worden. Das Parenchymgewebe des Stammes besteht seiner Hauptmasse nach aus weitlichtigen und sehr dünnwandigen Zellen, nur in den hypodermalen Schichten werden die Zellen englichtiger und verdicken ihre Wände. Dagegen wird das Gewebe rings um ein Gefässbündel herum bei einigen Arten zu einem von dem übrigen Parenchym scharf abgesonderten und leicht zu erkennenden Schwammparenchym, welches vielfache Lücken enthält und im Laufe der weiteren Entwicklung nicht selten bis auf einzelne Zellfäden auseinanderweicht; letztere ragen dann nach Art von inneren Haaren in die Luftlücken hinein. Bei der Mehrzahl der darauf untersuchten Arten jedoch wird rings um das Gefässbündel ein für die Gattung *Selaginella* höchst charakteristischer, mächtiger Intercellularraum gebildet; quer durch denselben hindurch verlaufen mehr oder weniger vereinzelte Zell-

fäden, welche das Parenchym des Stammes mit dem Gefässbündel verbinden und das letztere wie Strebepfeiler festhalten (Fig. 55). Der Bau des concentrischen Gefässbündels stimmt im Allgemeinen mit dem des typischen Farnbündels überein: der plattenförmige, diarche Gefässtheil wird wie bei *Polypodium vulgare* nur von Tracheïden zusammengesetzt und von dem aus deutlichen Siebröhren bestehenden Siebtheil umgeben; um denselben zieht sich noch eine Lage kleinmaschigen Parenchyms, welches bei *S. Martensii* von dem Parenchym des Stammes seinen Ursprung nimmt und demnach also der Endodermis entspricht, deren charakteristische Ausbildung jedoch ohne Ausnahme zu unterbleiben scheint. Die Anzahl der Gefässbündel ist sehr verschieden, bei manchen Arten (wie z. B. bei *S. spinulosa* und *denticulata)* findet man nur ein einziges axiles Bündel, bei anderen und wie es scheint der Mehrzahl der Arten wird der Stamm von 2, 3 und mehr Gefässbündeln durchzogen, deren sehr verschiedene Anordnung noch näher zu untersuchen ist; in jedem Falle aber sind die Stränge stammeigene, da ihre erste Differenzirung weit oberhalb der Stelle erfolgt, wo die Blattbündel ansetzen. Die Blätter werden von einem einzigen medianen Bündel durchzogen und enthalten im Uebrigen nur lockeres Schwammparenchym, welches von mehrfachen Luftlücken durchzogen wird. Die Epidermis des Blattes ist bei der Mehrzahl der Arten auf der Ober- und Unterseite des Blattes verschieden gestaltet und nur seltener, wie z. B. bei *S. Galeottii* und *Kraussiana* auf beiden Seiten des Blattes gleichartig; die Epidermiszellen führen stets Chlorophyll, bilden jedoch meist nur auf der Unterseite Spaltöffnungen aus, auf beiden Seiten nur bei sehr wenigen Arten (z. B. *S. pubescens).* In den Wurzeln, deren Bau mit dem der Wurzelträger fast vollkommen übereinstimmt, sondert sich die Epidermis von dem übrigen Gewebe bereits ganz dicht am Scheitel als einschichtige Zellenlage ab, von welcher mehrere Zellen sich nach aussen ausstülpen und zu Wurzelhaaren auswachsen. Weder die Zellen der Epidermis, noch die des darunter liegenden Gewebes erfahren Verdickungen ihrer Wände, wol aber die das axile Bündel umgebende Schicht, welche zur Endodermis wird. Die Gefässbündel sind vor denen des Stammes durch ihre cylindrische Gestalt ausgezeichnet, der Gefässtheil ist stets monarch und wird von dem Siebtheile mehr oder weniger vollständig umgeben; bei *S. Martensii* schliesst der Siebtheil nur an dem Rande des Gefässtheiles nicht zusammen, wo die Erstlingstracheïden liegen. In den sich verzweigenden Wurzeln und Wurzelträgern von *S. Kraussiana* ist nach NAEGELI und LEITGEB der monarche Gefässtheil derart orientirt, dass die Erstlingstracheïden in der Mitte desselben liegen und der Siebtheil den ganzen Gefässtheil völlig umschliesst.

3. Isoëteae.

Der von einer dichten Blattrosette umgebene Stamm der einzigen hierher gehörigen Gattung *Isoëtes* ist stets knollenartig gestaucht und ganz oder grossentheils unterirdisch; er ist der Länge nach von 2 oder 3 auf der Unterfläche sich vereinigenden Furchen durchzogen, aus welchen die Wurzeln hervortreten, und erhält somit eine zwei- oder dreilappige Form, welche sich mit dem zunehmenden Alter der Pflanze immer deutlicher ausspricht. Die Isoëten sind ausdauernde Gewächse, deren Vegetation, soweit sie im Wasser wachsen, nie ganz unterbrochen wird; *I. lacustris* bleibt auch im Winter vollkommen grün, da die Blätter erst im Frühling des zweiten Jahres allmählich absterben, wenn die Entwicklung der neuen Jahresgeneration bereits im vollen Gange ist. Bei den im Trockenen wachsenden Arten wärmerer Gegenden dorren die Blätter in der heissen Jahreszeit ab und erst in der Regenzeit des Winters beginnt die Entwicklung einer neuen Blattrosette.

Der Scheitel des Stammes wölbt sich nicht immer deutlich hervor, sondern ist mitunter fast flach oder sogar muldenartig vertieft. Bei manchen jungen Exemplaren von *I. Malinverniana* fand BRAUN sogar die ganze Oberfläche des scheibenartigen Stammes schüsselartig vertieft, während sie bei anderen Exemplaren ziemlich eben und nur in der Mitte vertieft war. Die Zellenanordnung des Vegetationspunktes ist die des geschichteten Bau's, wo Anticlinen und Peri-

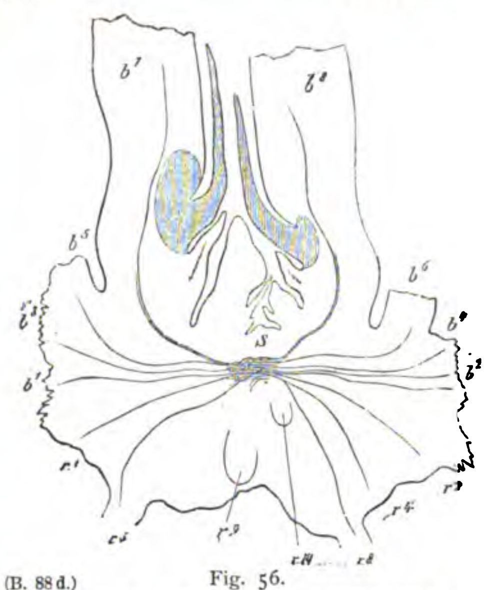
clinen bis oben hinauf reichen, eine nach unten zugespitzte Scheitelzelle also nicht gebildet wird. Rings um den Scheitel herum erfolgen die successiven Anlagen der Blätter, und zwar in einer im Wesentlichen übereinstimmenden Weise wie bei der Gattung *Lycopodium*. Da jedoch das Längenwachsthum des Stammes nur ein minimales ist und im Vergleich zu diesem die jungen Blattprotuberanzen ein sehr gefördertes Wachsthum erfahren, so gelangt das Stammende sehr bald in eine Vertiefung und wird von den Blättern völlig überdacht (Fig. 56).

Der Stamm von *Isoëtes*, dessen Bau noch in mehrfacher Beziehung näher zu untersuchen ist, liefert unter allen recenten Gefässkryptogamen das einzige Beispiel für ein secundäres Dickenwachsthum, welches dem der Phanerogamen im Allgemeinen vergleichbar ist. Dasselbe geht aus von einem an der inneren Grenze der Rinde befindlichen und dieser angehörigen Meristemringe (Cambiumringe), welcher nach aussen die secundäre Rinde, nach innen die secundären Holztheile erzeugt. Die letzteren bilden den axilen Strang des Stammes, dessen mehr oder weniger cylindrischer Gefässtheil im Querschnitt sternförmig erscheint und an seiner Basis nach Art des Zwiebelkuchens anschwellt. Der Gefässtheil besteht aus einem meist lockeren Gewebe sehr kurzer Spiraltracheïden, zwischen welchen zartwandige Parenchymzellen vertheilt sind. Rings umgeben wird der Gefässtheil von einer Schicht prismatischer oder tafelförmiger Zellen, welche durch die radiale Anordnung, sowie durch den wasserhellen Inhalt auffallen, unter einander in lückenlosem Verbande stehen und in den inneren Theilen der Schicht, wo sie zu Dauerzellen werden, mit zarten Tüpfeln versehen sind. Den inneren Theil dieser Gewebeschicht hat RUSSOW, so weit er aus Dauerzellen besteht, wol mit Recht als Siebtheil aufgefasst, obwol eigentliche Siebporen zu fehlen scheinen. Wie die Gefässtheile der Blattbündel aber in den centralen, Tracheïden führenden Strang, so setzen sich die Siebelemente der Blattbündel in jene Schicht direkt fort, und in analoger Weise werden auch die basalen Theile des axilen Stranges aus den Bündeln der Wurzeln zusammengesesetzt. Auf diese Thatsachen begründeten HOFMEISTER und SACHS die neuerdings auch von DE BARY acceptirte Auffassung, dass der gesammte axile Strang lediglich aus der sympodialen Vereinigung einerseits der Blattbündel, andererseits der Wurzelbündel entsteht. Dieser Auffassung gegenüber sind neuerdings HEGELMAIER und BRUCHMANN bei ihren Untersuchungen zu dem Resultat gelangt, dass das obere Ende des Gefässtheiles nicht allein aus den Anfängen der Blattspurstränge zusammengesetzt sei, sondern als stammeigener Gewebekörper zu betrachten sei. Diesem ist jedoch noch entgegen zu halten, dass in den rückwärts vom Scheitel gelegenen Parthieen des Stammes eine Differenzirung des Gewebes nach Analogie des procambialen nicht erfolgt, dass also hier eine allmählich vorschreitende Ausbildung der Bündelelemente nicht stattfindet, wie z. B. bei den übrigen Lycopodineen, wo der stammeigene Strang weit oberhalb der Ansatzstellen der Blätter zur Anlage und zum Theil auch zur Ausbildung gelangt; der axile Strang des Isoëten ist vielmehr scheitelwärts scharf von dem darüber liegenden Gewebe des Stammscheitels abgegrenzt. Die glashelle Gewebeschicht, welche den Tracheïden führenden Theil des axilen Stranges rings umgiebt, gehört nun, wie schon angedeutet wurde, nicht ihrer ganzen Dicke nach dem Siebtheil des Stranges an, sondern besteht in ihrem äusseren Theile aus Theilungsgewebe, welches als eine aus dem innersten Theil der Rinde hervorgegangene Meristemschicht (Cambiumring) aufzufassen ist, deren zellenbildende Thätigkeit grösstentheils zur Vermehrung des Rindenparenchyms beiträgt, und zum kleineren Theil einen Dickenzuwachs des axilen Stranges bewirkt. Die Rinde besteht ganz ausschiesslich aus parenchymatischem Gewebe, welches, besonders in seinen inneren Theilen die radiale und concentrische Anordnung der Meristemschicht beibehält. Die letztere reicht scheitelwärts nicht höher hinauf als der axile Strang und umschliesst denselben seitlich und grundwärts vollständig, bis auf die Stellen, wo er von den Ansätzen der Blatt- und Wurzelbündel gleichsam durchbohrt wird. Dadurch aber, dass der Meristemring fortdauernd — selbstverständlich die Zeit der Vegetationsruhe der Pflanze ausgenommen — und in ausgiebigem Maasse secundäres Rindenparenchym producirt, wird das ältere Rindenparenchym mehr und mehr nach der Peripherie geschoben, wobei es zugleich in der Richtung der Furchen auseinanderweicht. Während so von innen her der Umfang des knolligen Stammes wächst und die Lappen desselben mehr und mehr hervortreten, findet umgekehrt von aussen her ein Prozess des Absterbens und der Abstossung der todten Massen statt. Doch folgt dem Absterben die

Abschuppung nicht immer sofort, sondern es häufen sich zuweilen die Abschuppungsmassen mehrerer Wachsthumsperioden, ehe es zur Abwerfung derselben kommt, ja bei der Normalform von *I. Hystrix* tritt diese Abwerfung so spät ein, dass man selbst an sehr alten, fast die Grösse eines Hühnereis erreichenden Exemplaren die Lappen, obgleich innerlich weit herein schwarz und abgestorben, doch äusserlich noch völlig unverletzt findet. Bei solchen Exemplaren ist die Oberfläche des Knollens, mit Ausnahme der Basis und der Furchen, über und über mit den der Art eigenthümlichen, stachelartigen Blattresten bewaffnet, während bei frühzeitig eintretender Abschuppung, wie sie anderen Formen von *I. Hystrix* zukommt, die stacheligen Blattreste nur in der nächsten Umgebung des vegetirenden Blätterbüschels sich zeigen.

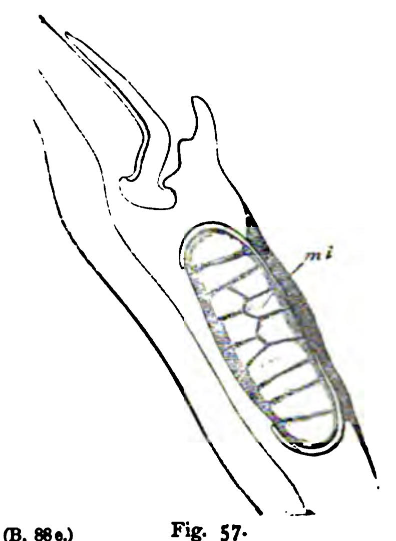
Die Analogie der den secundären Dickenzuwachs bewirkenden Meristemschicht mit dem Verdickungsringe der Dracaenen ist zuerst von SACHS hervorgehoben worden und darauf auch von späteren Beobachtern, namentlich von RUSSOW und HEGELMAIER wiederholt betont worden (man vergl. hierfür auch bei DE BARY pag. 656 ff.). Wenn nun BRUCHMANN (a. a. O.) hervorhebt, dass die Entwicklung des Embryo, so weit sie von ihm verfolgt werden konnte, die grösste Aehnlichkeit mit der der monocotylen Keime besitzt, so führt auch die Untersuchung des Baues des Stammes zu beachtenswerthen Analogien der Isoëten mit den Monocotylen. Nichts destoweniger wurde es zunächst für richtig erachtet, die Isoëten mit den Lycopodien und Selaginellen in einer Klasse vereint zu belassen, da die von WILLIAMSON (Philos. transactions. 1872) entdeckte Thatsache nicht ohne Berücksichtigung bleiben durfte, dass bei der fossilen Gattung *Lepidodendron*, welche offenbar mit den Selaginellen nahe verwandt ist, ein ähnliches, aber noch viel ausgiebigeres Dickenwachsthum des Stammes stattgefunden hat. Wenn SACHS (Lehrb. IV. Aufl.) im Anschluss an die Mittheilung dieser Thatsache bemerkt, dass bei den Gefässkryptogamen das Dickenwachsthum des Stammes im Allgemeinen wol nur deshalb fehlt, weil sie weniger als ihre Stammesgenossen früherer Erdperioden entwickelt sind, so dürfte vielleicht das nähere Studium der Ophioglosseen und Osmundaceen, und wol auch der Equisetaceen weitere Anhaltspunkte für diese Auffassung liefern.

Die junge Blattanlage hat wie die der Lycopodien einen geschichteten Bau und wächst zunächst zu einem conischen Höcker heran, während ziemlich gleichzeitig hiermit an der dem Stammende zugekehrten Seite bereits die Anlage der Lingula erfolgt. Dieselbe ist ihrer Entstehung nach als eine Trichombildung aufzufassen, da sie von einer in der Nähe der Basis gelegenen Aussenzelle der jungen Blattanlage ihren Ursprung nimmt; sie ist somit den Spreuhaaren der Farne genetisch gleichwerthig. Wie diese erfährt sie auch bei ihrer ersten Entwicklung nur Quertheilungen, so dass sie zunächst zu einem Zellfaden wird; in ihrer weiteren Entwicklung dagegen unterscheidet sie sich wesentlich von den Spreuhaaren der Farne, da sie sehr bald zu einem, besonders in den basalen Theilen wulstigen Gewebekörper, dem sogen. Zungenfuss (glossopodium) sich entwickelt (Fig. 56 und 57). Gleichzeitig hiermit bildet sich aber auf der inneren Seite des Blattes, unterhalb der Lingula eine tiefe Grube (fovea) aus, in welcher die schon vorher angelegten Sporangien (pag. 318) zur Reife gelangen (Fig. 57). Die Lingula, welche sich bei ihrer ersten Anlage dicht an der Basis des Blattanfanges befand, wird also durch das gesteigerte Wachsthum der basalen Theile des Blattes emporgerückt. Indem aber nun auch das Blattgewebe über und unter der Lingula hervortritt, wird dieselbe in eine Vertiefung, die Lingulargrube, hineingezogen, welche zum grossen Theile von dem Glossopodium ausgefüllt wird (Fig. 56 u. 57). Das ausgebildete Blatt besteht im Wesentlichen aus 2 Theilen, einem unteren schuppenartig ausgebreiteten, welcher von BRAUN als Blattscheide (vagina) bezeichnet wurde, und einem oberen pfriemenförmigen, welcher als eine schmale Blattspreite zu betrachten ist. Die Blattscheide besitzt eine dreieckig-eiförmige Gestalt; sie hat ihre grösste Breite an der Basis, umfasst jedoch die Stengelebene, aus der sie sich erhebt, nie vollständig. Die Scheiden der äusseren Blätter decken mehr oder weniger fest anliegend die der folgenden, wo-



(B. 88 d.) Fig. 56.

Isoëtes lacustris; rechtwinkelig zur Stammfurche geführter Längsschnitt einer 10 Monate alten Keimpflanze, nach HOFMEISTER. 30mal vergr. — s der Stamm, b¹ bis b⁸ Blätter, r¹ bis r¹⁰ Wurzeln. Unterhalb S vereinigen sich die Gefässbündel der Blätter zu einem axilen marklosen Strange. Die Lingulae der Blätter b⁷ und b⁸ sind schraffirt, bei b⁷ erscheint das Glossopodium besonders mächtig.



(B. 88 e.) Fig. 57.

Isoëtes lacustris; Längsschnitt des basalen Theiles eines Blattes mit seinem (etwa halbreifen) Mikrosporangium mi; nach HOFMEISTER. 20mal vergr. Das von dem velum (Indusium) bedeckte Sporangium liegt in der fovea, oberhalb derselben, durch den Sattel getrennt die Lingulargrube mit der Lingula, deren Glossopodium in den unteren Theil der Lingulargrube eingesenkt ist. Das beide Gruben trennende Gewebe bildet sich oben zu der Lippe aus.

durch eine Art Zwiebel am Grunde des Blätterbüschels gebildet wird, welche bei *I. setacea, Hystrix* und *velata* var. *longissima* ziemlich dicht geschlossen erscheint, weniger dicht dagegen und zum Theil etwas geöffnet bei *I. lacustris, echinospora* und *velata.* Der Rücken der Scheide ist mehr oder weniger stark gewölbt, die innere Fläche dagegen ist etwas concav und enthält eine länglich runde Grube (fovea) zur Aufnahme des sie genau ausfüllenden Sporangiums, daher auch als »Sporangiumgrube« bezeichnet (Fig. 57). Sie nimmt ungefähr den dritten Theil der Breite der Scheide ein und ihr unteres Ende erreicht ganz oder nahezu die Basis derselben; je nach den einzelnen Arten verlängert sich der Rand der Grube mehr oder weniger zu einer dünnen Haut, dem Segel (velum), welches, vergleichbar dem Indusium der Farne, das Sporangium mehr oder weniger bedeckt, bei einigen Arten *(I. setacea, adspersa, Japonica, Coromandelina, brachyglossa, Gardneriana, tripus)* aber nur durch scharfe Ränder der Grube angedeutet ist und nur bei *I. Malinverniana* gänzlich fehlt. Oberhalb der Fovea, durch den Sattel (sella) getrennt liegt die Lingulargrube, aus welcher wie aus einem Munde die durch die Weichheit ihres Gewebes ausgezeichnete Lingula hervortritt. Der untere Rand dieses Grübchens stellt deutlich eine aufwärts anliegende Lippe (labium) dar, während der obere Rand, in allmählicher Wölbung aufsteigend, sich ohne Schärfe in die Blattfläche verliert. Das Gewebe der Lingula besteht aus zartwandigen Zellen, welche weder Chlorophyll noch Stärke enthalten und unter einander in lückenlosem Verbande stehen, während das umgebende Blattparenchym aus stärkehaltigen Zellen gebildet und von luftführenden Intercellulargängen durchzogen wird. Ober- und unterhalb des Glossopodiums finden sich in dem Gewebe des Blattes zahlreiche kurze, tonnenförmige Spiraltracheïden,

so dass das lockere Gewebe des Zungenfusses von dem des Blattes sich deutlich abhebt.

An dem beiderseits neben der Fovea und der Lingulargrube befindlichen Theile der Blatt scheide lassen sich selbst noch zwei Regionen unterscheiden, der Hof (area), welcher das durch die erwähnten Theile besetzte Mittelfeld der Scheide selbst umschliesst, und der Flügelrand, welcher den Saum der Blattscheide bildet. Der Hof entsteht durch eine schwammige Auflockerung des Parenchyms, welches grosse Luftlücken enthält und daher auch eine weissliche Farbe hat, wenn nicht die Färbung der Zellwände der Oberhaut eine dunklere bräunliche Färbung bedingt, wie dies bei *I. adspersa* der Fall ist. Der Flügelrand der Blattscheide ist stets dünnhäutig, aus einer doppelten Lage plattgedrückter Zellen gebildet, durchsichtig und fast farblos, bei manchen Arten bräunt er sich allmählich (schwächer bei *I. echinospora,* stärker bei *I. lacustris,* am stärksten bei *I. Lechleri* und *Karstenii),* und erstreckt sich mehr oder weniger weit über den eigentlichen Scheidentheil des Blattes heraus. Bei den meisten Arten übertrifft der auf diese Weise berandete Theil des Blattes den eigentlichen Scheidentheil um das drei- bis vierfache an Länge, welches Verhältniss jedoch bei einer und derselben Art ziemlichen Schwankungen unterworfen ist. Nach dem Ableben des Blattes persistiren allein die basalen Theile desselben (man vergl. pag. 307), in welchen mitunter bereits während der Entwicklung des Blattes sclerotische Verdickungen stattfinden.

Der Bau der Blätter ist ein in den Hauptzügen bei allen Arten übereinstimmender; dicht über dem oberen Rande des Hofes, der die Grenze der Blattscheide bildet, beginnen 4 Lufthöhlen (lacunae), welche das Blatt von da an der ganzen Länge nach durchziehen, aber durch die horizontalen Scheidewände, Diaphragmen, unterbrochen werden, welche besonders, bei den im Wasser wachsenden Arten bei durchfallendem Licht leicht als dunkele Querlinien wahrnehmbar, zuweilen selbst durch je eine schwache Einschnürung auf der Aussenseite des Blattes (*J. Lechleri*) angedeutet sind. Die Geräumigkeit dieser Lufthöhlen ist bei den im Wasser lebenden und den meisten amphibischen Arten aber bedeutend, am geringsten bei den eigentlichen Land-Isoëten; in dem oberen Theile des Blattes nehmen sie aber stets ab und verschwinden oft schon in einiger Entfernung von der Spitze. Das Blatt wird der ganzen Länge nach von einem Gefässbündel durchzogen, welches oberhalb der Lingulargrube fast genau median verläuft und mit dem ihm umhüllenden Blatt-Parenchym die centrale Achse des Blattes bildet, von welcher 4 senkrechte Scheidewände ausgehen, welche die 4 Reihen der Lufthöhlen trennen. Die noch näher zu untersuchenden Blattbündel sind collateral und im Wesentlichen nach dem Typus der Equisetum-Bündel gebaut: Gefäss- und Siebtheil liegen neben einander. Der Gefässtheil ist wenig ausgebildet; er besteht bei gänzlicher Abwesenheit von Treppen-Tracheïden seiner Hauptmasse nach aus mehr oder weniger engen Parenchymzellen, zwischen welchen nur einige wenige Ring-, Spiral-, und Netztracheïden zur Entwicklung gelangen; seine Erstlinge scheinen nach RUSSOW in der Mitte des Bündels zu liegen. Der Siebtheil enthält keine deutlichen Siebröhren, sondern prismatische, zartwandige und längliche Zellen, welche nach der Peripherie hin von dickwandigen Elementen (nach RUSSOW wahrscheinlich den Erstlingen des Siebtheiles) umgeben werden, bei den landbewohnenden Arten werden diese Elemente zu derben Faserzellen. Zwischen dem Siebtheil und den Erstlingen des Gefässtheiles verläuft bei *Isoëtes lacustris* ähnlich wie in dem Equisetum-Bündel ein Intercellulargang, dessen Entstehung noch unbekannt ist, nach RUSSOW jedoch keine schizogene sein soll. Bei *I. Engelmanni* sind an derselben Stelle zwei solcher Intercellulargänge im Blattbündel vorhanden; sie werden nach RUSSOW von Zellen umgeben, deren radiale Wände, wie die entsprechenden Wände der Endodermis gewellt und gegen Schwefelsäure resistent sind. Eine sehr merkwürdige Verschiedenheit, welche in dem Bau der Blätter hervortritt, betrifft die An- oder Abwesenheit der Spaltöffnungen, welche mit der Lebensweise der einzelnen Arten in- oder ausserhalb des Wassers nicht gleichen Schritt hält. Unsere deutschen, stets unter Wasser lebenden Arten, *I. lacustris* und *echinospora,* und einige ausländische, deren Wachsthum an ähnliche Bedingungen geknüpft ist, besitzen keine Spaltöffnungen, wogegen alle übrigen europäischen, sowie die Mehrzahl der bekannten fremdländischen Arten, unter welchen sich ausser Landbewohnern und solchen mit amphibischer Lebensweise auch mehrere befinden, welche beständig unter Wasser bleiben *(I. Malinverniana, Boryana, tenuisima, Perralderiana),* ebenso beständig mit Spaltöffnungen versehen sind. Die Spaltöffnungen werden stets längs der 4 Lufthöhlen, niemals längs der Scheide-

wände ausgebildet; ihre Schliesszellen nehmen zusammen etwa den Raum je einer Epidermiszelle ein und sind noch reichlicher, als diese mit Chlorophyll versehen. Ueber den Bau der Spaltöffnungen, zu deren Untersuchung geeignetes Material mir nicht zu Gebote stand, schreibt BRAUN (a. a. O.), dass die stets weit geöffnete Spalte von einem Vorhof überwölbt wird, der dieselbe an Länge und Breite etwas übertrifft und von zwei plattenartigen Vorsprüngen der Zellhaut gebildet wird, welche zwischen sich eine längere, aber nur wenig geöffnete Spalte lassen; so besonders bei den Land-Isoëten mit dicken Cuticularschichten, bei welchen die Spaltöffnungen direkt in die grossen Lufthöhlen der Blätter führen, eine unter dem Vorhof liegende Athemhöhle aber fehlt. Bei allen Arten, welche Spaltöffnungen ausbilden, finden sich dicht unter der Epidermis, also getrennt von dem centralen Gefässbündel Sklerenchymfasern, welche sich zu Bündeln vereinigen und nach oben bis in die Spitze des Blattes verlaufen, nach unten dagegen die Blattscheide nicht erreichen; nur bei den Arten, welche keine Spaltöffnungen besitzen, fehlen auch derartige Sklerenchymfasern.

Die Anordnung der Blätter im Allgemeinen ergiebt sich aus dem radiären Bau des Stammes und folgt an erwachsenen Pflanzen stets einer Spirale aus der Reihe $\frac{3}{8}$, $\frac{5}{13}$, $\frac{8}{21}$, $\frac{13}{34}$ . . . .; die einfachere oder complicirtere Anordnung steht zur Zahl der in einer Vegetationsperiode gebildeten Blätter in Beziehung und kann daher bei einer und derselben Pflanze mit zunehmender Kräftigung des Stockes eine Steigerung erfahren. Die Blattrosette besteht aus dreierlei Blättern, welche sich in folgender Weise von aussen nach innen anordnen: 1. Blätter mit Makrosporangien, welche den ersten Theil der Jahresgeneration bilden, 2. Blätter mit Mikrosporangien, welche den zweiten, nächstinneren Cyklus der Blattrosette darstellen und 3. sterile Blätter, welche den Uebergang von einer Jahresgeneration zur anderen vermitteln. Während die beiden ersten in der äusseren Form und in der Zahl wenig verschieden sind, weichen die in erheblich geringerer Zahl vorhandenen Uebergangs- oder Grenzblätter von den fertilen mehr oder weniger ab. Nur gering ist diese Abweichung bei den Arten mit ununterbrochener Vegetation, z. B. bei *I. lacustris*, bei welchem die Grenzblätter nur durch geringere Grösse und mangelnde Ausbildung des Sporangiums von den übrigen zu unterscheiden sind. Bedeutend verändert dagegen, in Gestalt und Consistenz, erscheinen die Grenzblätter bei den landbewohnenden Arten mit unterbrochener Vegetation, namentlich bei *I. Hystrix* und *Duriaei*, wo nur der Scheidentheil des Blattes zur Ausbildung gelangt, der anfangs zu einer weissen, später sich glänzend schwarzbraun färbenden Schuppe von karten- oder knorpelartiger Consistenz erhärtert. Sie erscheinen somit, wie BRAUN zuerst hervorgehoben hat (a. a. O.), hier als wahre Niederblätter, vergleichbar den Knospenschuppen vieler Stauden und Holzgewächse mit unbegrenzter Wechselfolge von Niederblatt- und Laubblattbildung (z. B. *Quercus, Fagus, Fraxinus*) und sind auch in gleicher Weise bestimmt, den Vegetationspunkt und die zu neuem Aufschwung sich verbreitende Blattbildung zu schützen. Man vergl. auch pag. 274, wo auf die ganz analogen Bildungen der Osmundaceen hingewiesen worden ist.

Die Wurzeln werden in acropetaler Reihenfolge angelegt (man vergl. S. 250 ff) und sind zu beiden Seiten der die Unterseite des Stammes durchziehenden Furchen angeordnet. Die Wurzeln der jüngsten Generation treten dabei nahe der Mittellinie der Furchen hervor, werden aber mit dem zunehmenden Dickenwachsthum des Stammes nach den Seitenwänden der Furchen und nach der Peripherie der durch diese gebildeten Lappen geschoben, um einer nachfolgenden Generation Platz zu machen (BRAUN).

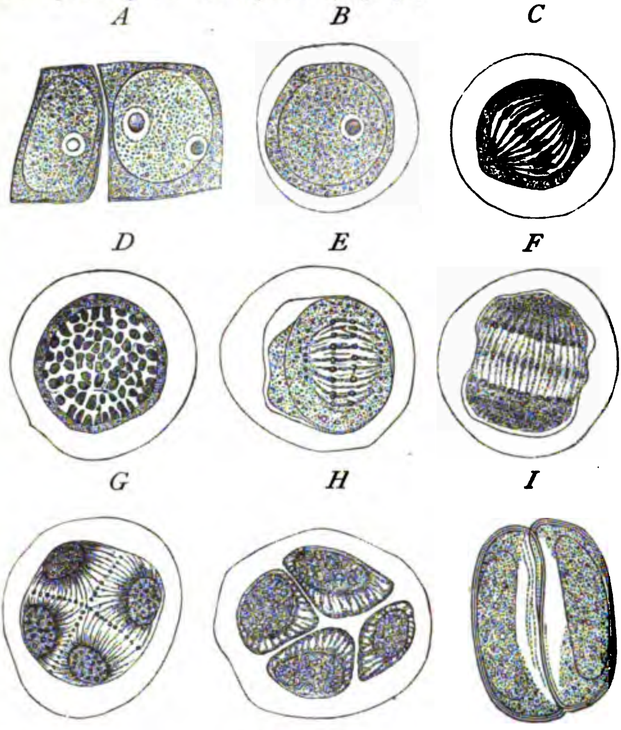
Das die Wurzel durchziehende Gefässbündel verläuft nicht in der Mediane der Wurzel, wie bei den übrigen Gefässkryptogamen, sondern ist derjenigen Seite der Wurzel genähert, welche der Stammfurche sich zukehrt; bei der Verzweigung (man vergl. pag. 251), welche während der Längsentwicklung der Wurzel sich oft bis zu vier Malen wiederholt, sind die excentrischen Gefässbündel der Wurzelgabeln stets der dem Schwesterzweige der Wurzel zugewendeten Seite genähert. Im Uebrigen stimmt der Bau der Wurzel, soweit er klar gelegt ist, mit der der Selaginellen ziemlich überein; im Gefässbündel jedoch, dessen einseitig monarcher Gefässtheil

nur aus einigen wenigen Netz- oder Ringtracheïden besteht, fehlen Treppentracheïden vollständig, und auch der noch näher zu untersuchende Siebtheil scheint nur zu einer äusserst schwachen Entwicklung zu gelangen.

8. Die Sporangien.

Die Sporangien (man vergl. pag. 150) besitzen in vielen Fällen einen sehr einfachen Bau und sind dann im fertigen Zustande kugelige Kapseln (z. B. *Botrychium, Selaginella, Pteris, Polypodium* u. s. w.), welche bei der Reife aufspringen und ihren Inhalt, die Sporen, in das Freie entlassen. Die hierbei deutlich zu Tage tretende Differenzirung des Sporangiums in Inhalt und die denselben umgebende Hülle wird aber bereits in den ersten Entwicklungsstadien thatsächlich vollzogen, wie dies neuerdings für sämmtliche Gefässkryptogamen von GOEBEL (Beiträge zur vergl. Entwicklungsgesch. d. Sporangien, Bot. Ztg. 1880) nachgewiesen und von mir bei allen darauf gerichteten Nachuntersuchungen bestätigt gefunden wurde. Wie bei den Phanerogamen unterscheidet sich demnach das sporenerzeugende Gewebe der Gefässkryptogamen sehr früh durch seine substanzielle Beschaffenheit von dem benachbarten Gewebe und lässt sich auf eine hypodermale Zelle, Zellreihe oder Zellschicht genetisch zurückführen. Diese Urmutterzellen des sporogenen Gewebes mögen nach dem Vorgange von GOEBEL im Nachfolgenden als Archesporium bezeichnet werden. Aus ihm entstehen durch successive Zweitheilungen die Sporenmutterzellen, welche in der schon oben angedeuteten Weise in je 4 Sporenzellen zerfallen (pag. 153). Rings um das sporogene Gewebe herum aber werden tafelförmige Zellen erzeugt, welche durch den sehr reichlichen, plasmatischen Inhalt sich auszeichnen (Fig. 59 und 60) und entweder von dem Archesporium selbst (bei den typischen Filicineën) oder von dem dasselbe umgebenden Gewebe (bei *Lycopodium)* ihren Ursprung nehmen. Sie werden aber in der Regel bereits während oder wenigstens kurz nach der Bildung der Sporenmutterzellen desorganisirt, wobei zunächst ihre Zellwände verschwinden, so dass die protoplasmatischen Inhaltsmassen zusammenfliessen, und später für die definitive Ausbildung der Sporen noch zur Verwendung gelangen können. Für diese Zellen hat GOEBEL den Namen »Tapetenzellen« vorgeschlagen, eine Bezeichnung, welche auch im Nachfolgenden vollständig acceptirt worden ist, da durch dieselbe die physiologische und morphologische Gleichwerthigkeit derjenigen Gewebecomplexe angedeutet wird, welche WARMING (Untersuchungen über pollenbildende Phyllome und Kaulome; Bot. Abh., herausgeg. v. HANSTEIN, Bd. II.) in den Mikrosporangien (Pollensäcken) der Phanerogamen aufgefunden und als »Tapetenzellen« bezeichnet hat. Bemerkenswerth ist es aber, dass nach den Untersuchungen STRASBURGER's auch die Entwicklung der Sporen aus den Sporenmutterzellen mit der der Mikrosporen der Phanerogamen übereinstimmt. Die Einzelnheiten der hierbei stattfindenden Theilungsvorgänge sind neuerdings von STRASBURGER (Ueber Zellbildung und Zelltheilung) ausser bei mehreren Phanerogamen besonders bei der Lycopodiee *Psilotum* näher verfolgt worden, wo die Sporenmutterzellen durch einen grossen Zellkern ausgezeichnet sind, der fast das gesammte Lumen der Zelle ausfüllt (Fig. 58, A und B). Bald nach der Lostrennung von den Schwesterzellen erfolgt in der isolirten Sporenmutterzelle die Auflösung des Kernkörperchens, und darauf in der Kernmasse selbst die streifige Differenzirung zu Kernfäden, in deren Mitte die Kernplatte auftritt (Fig. 58, C). Dieselbe wird hier von relativ langen Stäbchen gebildet, deren gegenseitige Lagerung am besten auf der Flächenansicht ersichtlich ist (Fig. 58, D). Darauf erfolgt, in völliger Uebereinstimmung

mit den bei der Theilung der Zellkerne im Allgemeinen stattfindenden Vorgängen, die Spaltung der Kernplatte (Fig. 58, E), welche nun in zwei Theilen diametral auseinanderweicht, deren beide Endflächen aber sehr bald ihre definitive Entfernung erreichen (Fig. 58, F). Nun beginnt an den beiden Polen die Differenzirung der beiden Tochterzellkerne, in der Mitte dagegen die Verdickung der ausgespannten Fäden, die erste Anlage der die beiden Kerne trennenden Zellplatte (Fig. 58, F), worauf die eben beschriebenen Theilungen in jedem der Schwesterkerne sich wiederholen und meist in derselben Ebene stattfinden, daher *Psilotum* ein sehr geeignetes Objekt für die Beobachtung liefert (Fig. 58, G). Zwischen den werdenden Enkelzellkernen, die auch fast bis an die Wand der Mutterzelle auseinanderrücken, bilden sich die beiden neuen Zellplatten, die alsbald ebenso weit entwickelt erscheinen, wie die zwischen den beiden Tochterzellkernen angelegte. Die in den Kernfäden erzeugten Zellplatten, sowol die primären, als die secundären reichen



(B. 88 f.) Fig. 58.

Entwicklung der Sporen von *Psilotum triquetrum*, nach STRASBURGER. — A die sich eben von einander lösenden Sporenmutterzellen, B eine Sporenmutterzelle, welche sich bereits abgerundet hat; A und B durch den mächtigen Zellkern ausgezeichnet. C erstes Auftreten der Kernplatte, D dieselbe in der Flächenansicht; E Spaltung der Kernplatte, F die beiden Endflächen der bei der Spaltung der Kernplatte entstandenen Theile derselben haben ihre definitive Entfernung erreicht und es findet die Anlegung der Zellplatte statt; G die bereits vollzogene Theilung der Tochterzellkerne zu Enkelzellkernen. H die vier in einer Ebene liegenden Sporenzellen, in deren Protoplasma noch die Fäden zu erkennen sind, welche vom Zellkern nach der Trennungswand verliefen. I zwei fertige Sporen, an der Seite noch zusammenhängend, doch bei fast vollendeter Auflösung ihrer Mutterzellhaut. Sämmtliche Figuren 600 mal vergr.

hier, wie auch meist in den Pollenmutterzellen gleich bis an die Hautschicht der Mutterzelle und beginnen nun sehr bald sich in je zwei Hautschichtplatten zu spalten. Gleichzeitig hiermit erfolgt aber auch die Ausscheidung von Cellulose, und zwar simultan in der ganzen Spaltungsfläche. Da aber körniges Material zur Bildung derselben an der Zellplatte sich nicht angesammelt findet, so zieht STRASBURGER mit Recht den Schluss, dass dasselbe in aufgelöster Form aus entfernten Orten zugeführt werde, und wir sind nun auch zu der Annahme berechtigt, dass dasselbe zu einem grossen Theile den aufgelösten Tapetenzellen entstammt. Die so entstandenen Sporenzellen bilden nun in einer noch keineswegs genügend aufgeklärten Weise ihre bleibenden Wände und werden nach der Auflösung der sie noch umgebenden Wände, der sog. Specialmutterzellwände, frei (Fig. 58, G).

1. Lycopodinae.

Lycopodium. — Am deutlichsten finde ich die oben bezeichnete Bedeutung des Archesporiums bei der Gattung *Lycopodium* ausgesprochen, mit welcher daher die speciellere Erörterung begonnen werden soll. Die Anlage der Sporangien erfolgt bereits zu der Zeit, wo das gesammte Blatt noch im meristischen Zustande sich befindet und ist daran kenntlich, dass sich eine an der inneren Seite der Blattbasis gelegene Gruppe von Zellen senkrecht zur Blattfläche streckt. Im Centrum der auf diese Weise entstandenen Protuberanz, wo das Wachsthum am intensivsten vorschreitet, findet man das durch seinen Inhalt leicht kenntliche

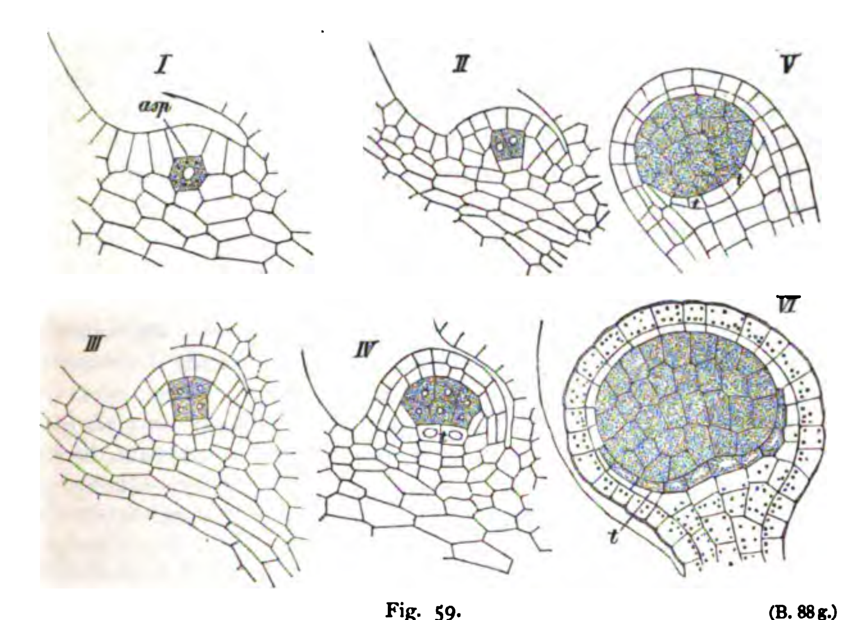


Fig. 59. (B. 88 g.)

Sporangienentwicklung von *Lycopodium clavatum.* — I—VI die aufeinander folgenden Entwicklungszustände; bei I das im Längsschnitt einzellig erscheinende hypodermale Archesporium (asp), II—III die ersten Theilungen desselben und das allmähliche Hervorwölben des Sporangiums, IV und V die zweischichtig gewordene Sporangiumwand, der Beginn der Bildung der Tapetenzellen an der Basis des Sporangiums und die Anlage des Stieles, VI das Sporangium ist bis zur Bildung der Sporenmutterzellen vorgeschritten und hat eine erhebliche Volumenvermehrung aller seiner einzelnen Theile erfahren, die innere Zellschicht der Sporangiumwand ist noch nicht vollständig in 2 Lagen zerfallen. I 360 mal, II—V 220 mal, VI 200 mal vergr.

Archesporium, welches durch eine pericline Wand als hypodermale Zelle von einer äusseren Zelle abgetrennt wird, und auf Längsschnitten stets nur als eine einzige Zelle erscheint*) (Fig. 59, I). Darauf werden auch die benachbarten Zellen in innere und äussere getheilt und es treten nun mit dem allmählichen Hervorwölben des jungen Organes in sämmtlichen äusseren Zellen anticline Theilungsrichtungen auf, während gleichzeitig in dem Archesporium abwechselnd anticline und pericline Theilungen mit ziemlicher Regelmässigkeit erfolgen (Fig. 59, II—VI). Das letztere wächst daher allmählich zu einem mächtigen Gewebekörper heran, der aus mehr oder weniger gleichen,

*) Ob sich das Archesporium thatsächlich auf eine einzige Zelle genetisch zurückführen lässt oder ob es von Anfang an eine, wenn auch nur aus wenigen Zellen bestehende Schicht bildet, konnte weder von Göbel noch von mir festgestellt werden, ist indessen von keinem weiteren Belange.

cubischen Zellen besteht und schliesslich zur Bildung der Sporenmutterzellen gelangt. Noch während dieser letzteren Vorgänge aber beginnt die die Hülle bildende äussere Zelllage mehrschichtig zu werden, indem in den einzelnen Zellen derselben pericline Theilungen erfolgen (Fig. 59, IV). In der äusseren hierbei entstehenden Zellschicht treten im Weiteren nur noch anticline Theilungen auf und es bildet sich in den einzelnen Zellen derselben sehr bald körniges Chlorophyll; die innere Zellschicht dagegen zerfällt je nach den Arten früher oder später noch in zwei Schichten, von denen die innerste die das sporogene Gewebe nach aussen umgebenden Tapetenzellen bildet. Dieselben zeichnen sich gleich von Anfang an durch den reichen Inhalt an Protoplasma aus, runden sich im Laufe der Entwicklung des Organes allmählich etwas ab und erhalten sämmtliche, den Tapetenzellen sonst zukommenden Eigenthümlichkeiten. Die der Basis des Sporangiums zugekehrten Tapetenzellen werden von dem an das sporogene Gewebe angrenzenden Zellen gebildet. Während aber im Weiteren die definitive Ausbildung des Sporangium-Inhaltes, d. h. die Entwicklung der Sporen aus den Sporenmutterzellen den bereits oben beschriebenen allgemeinen Gang nimmt, erfährt das gesammte Organ nunmehr fortgesetzt die ausgiebigste Volumenvermehrung und nimmt allmählich (Fig. 59, VI) die schliesslich stets mehr oder weniger ausgeprägte, nierenförmige Gestalt an. Bei der Reife öffnet sich das mit einem kurzen Stiele dem Tragblatte inserirte Sporangium durch einen das ganze Organ halbirenden Riss, welcher vom Scheitel bis zur Basis hin parallel der Fläche des Tragblattes verläuft.

Die Anordnung der Sporangien führt bei den meisten deutschen Arten zur Bildung einer sogen. Fruchtähre *(L. clavatum, annotinum, complanatum)*, deren Entwicklung in der Regel einerseits ein beträchtliches Längenwachsthum der Achse des fertil werdenden Sprosses vorangeht, während andererseits die bisherige Ausbildung der Laubblätter sistirt wird und an deren Stelle mehr oder weniger bracteenartige, an der Basis verbreiterte Hochblätter treten. Nur bei *L. Selago* (und deren Verwandten, geht der Anlage der Sporangien keine Aenderung des Wachsthums des fertil werdenden Sprosses vorher, aber auch hier werden die Sporangien in gleicher Weise wie bei *L. clavatum* an den fertilen Blättern angelegt, so dass ein jedes derselben je ein einfächeriges Sporangium trägt. Man vergl. besonders die schon oben erwähnten, grundlegenden Untersuchungen Göbels, (Bot. Zeitg. 1880), wo auch die ältere Literatur angegeben und (namentlich die sorgfältigen Untersuchungen Hegelmaier's) besprochen ist.

Selaginella. — Die noch näher zu untersuchenden Sporangien der Gattung *Selaginella* folgen im Allgemeinen demselben Entwicklungsgange, wie die Sporangien der Lycopodien, scheinen indessen in der Anlage von ihnen abzuweichen, da sie bei vielen Arten über der Ursprungsstelle des fertilen Blattes von dem Stamme selbst entspringen. Sachs (Lehrb. IV. Aufl.) vergleicht sie daher mit den Axillarprossen, welche trotz ihrer häufigen Verbindung mit der Basis des Tragblattes bei manchen Phanerogamen doch mehr oder weniger beträchtlich an dem Stiel hinaufrücken, und hält es demnach für entschieden ungerechtfertigt, die Sporangien der Selaginellen als »Achsenorgane« zu deuten, wie Russow (Vergl. Unters,) es gethan. Indessen haben auch die Untersuchungen Strasburger's (Bot. Zeitg. 1873) und Hegelmaier's (Bot. Zeitg. 1874) ergeben, dass bei der Gruppe der *S. spinulosa* und *rupestris* die Sporangien in der Blattachsel selbst, in einer an die Lycopodien sich zunächst anreihenden Stellung auftreten. Bei *S. spinulosa* fand Hegelmaier sogar, dass das Sporangium einen Theil des fertilen Blattes bildet, da die erste Anlage des Sporangiums im Wesentlichen Nichts als eine Ausdehnung der Emergenz darstellt, welche das Blatt anlegt. Es entsteht somit die Frage, ob die Sporangien der übrigen Selaginellen nicht

nur deswegen die exceptionelle Insertion am Pflanzenkörper erhalten, weil sie verhältnissmässig sehr früh an dem kaum als deutliche Protuberanz sich hervorwölbenden Blatte zur Anlage gelangen und daher auch mit der Streckung des Vegetationskegels eine beträchtliche Verschiebung erleiden. Weitere Untersuchungen hierüber würden jedenfalls äusserst erwünscht sein. Eine wesentliche Verschiedenheit von den Sporangien der Gattung *Lycopodium* findet wahrscheinlich erst nach der Entwicklung der Sporenmutterzellen statt, wo sich die Differenzirung zu Mikro- und Makrosporen vollzieht, welche bei *Lycopodium* unterbleibt, bei *Selaginella*, jedoch wie bei allen heterosporen Gefässkryptogamen in gesonderten Sporangien vor sich geht. Bei der Ausbildung der Mikrosporangien theilen sich sämmtliche Sporenmutterzellen in der bekannten Weise zu je vier Tetraden, von denen eine jede zu einer Mikrospore wird; in den Makrosporangien dagegen erfährt eine der Sporenmutterzellen ein gesteigertes Wachsthum und theilt sich allein zu Tetraden, welche im Weiteren mächtig heranwachsen und zu 4 Makrosporen werden, während die übrigen Sporenmutterzellen weder eine weitere Volumenvermehrung, noch Theilungen erfahren und allmählich desorganisirt werden. Das Oeffnen der reifen Sporangium-Kapsel erfolgt in analoger Weise, wie bei der Gattung *Lycopodium*.

Der Sporangienstand der Selaginellen gleicht im Wesentlichen dem der Lycopodien, führt aber hier stets zur Bildung einer sogen. Aehre; nichtsdestoweniger sind bei der wenn auch nur kleinen Gruppe der *S. homoeophyllae (S. uliginosa, sanguinolenta* etc.) die fertilen und die sterilen Blätter sämmtlich gleich gestaltet. Bei der Mehrzahl der Arten aber sind die fertilen Blätter von den Laubblättern verschieden, unter einander aber gleichartig, auch wenn die letzteren unter einander ungleichartig sind *(S. heterophyllae tetragonostachyae)*; in diesem Falle sind die Aehren in Folge der decussirten Stellung der fertilen Blätter meist deutlich prismatisch vierseitig. Die Zahl der auf einer Aehre entwickelten Makro- und Mikrosporangien ist bei den einzelnen Abtheilungen und Arten eine sehr verschiedene, bei den Articulaten bilden nur die untersten Sporangien Makrosporen aus, bei anderen gelangen Makrosporangien und Mikrosporangien in einer mehr oder weniger gleichen Zahl zur Entwicklung, und es bilden dabei die beiderlei Sporangien, Makrosporangien und Mikrosporangien für sich je eine verticale Reihe. Nur selten (man vergl. z. B. pag. 303) unterbleibt die Makrosporangienbildung gänzlich.

Psilotum. Das fertige Sporangium (resp. Sorus), welches der Achsel je eines fertilen zweitheiligen Tragblattes inserirt erscheint, bildet eine rundliche, mehr oder weniger kugelige Kapsel; dieselbe ist in der Regel dreifächerig, resp. unvollkommen sechsfächerig, und springt bei der Reife dreiklappig auf; nur ganz ausnahmsweise finden sich zwei- oder gar nur einfächerige Sporangien. Die späteren Dehiscenzstellen treten bereits während der Entwicklung als deutlich erkennbare Einkerbungen der mit einer derben, bei der Reife bräunlichen Epidermis versehenen Sporangiumhülle hervor. Ueber die Anlage und Entwicklung des Sporangiums sind wir noch völlig im Unklaren, es liegen darüber nur divergente Beobachtungen vor. Nach JURANYI (Bot. Zeitg. 1871) nimmt das Sporangium nicht wie das der Gattung *Lycopodium* von dem Tragblatte seine Entstehung, und kann auch nicht als ein Zipfel oder als der Endtheil eines einfachen Blattes angesehen werden sondern entspricht genetisch einem metamorphosirten Seitenzweige, da es in gleicher Weise wie diese von dem Vegetationskegel seinen Ursprung nimmt. Das zweitheilige Tragblatt kann nach JURANYI die Bedeutung eines fertilen Blattes, resp. eines Tragblattes, schon deswegen nicht in Anspruch nehmen, da es nach seinen Untersuchungen genetisch auf zwei Blattanlagen zurückzuführen ist, welche zu beiden Seiten, aber etwas unterhalb der Sporangiumanlage auftreten und später verschmelzen. Dagegen ist KICKX (Bot. Zeitg. 1871) zu dem Resultat gelangt, dass das

Sporangium blattbürtig sei, und neuerdings hat auch LUERSSEN (SCHENK und LUERSSEN; Mitth. I, 401) gefunden, dass das Sporangium von *Psilotum* ein Produkt der Blattbasis ist, ganz in dem Sinne, wie bei *Lycopodium* (man vergl. oben) in der Bildung seiner drei Fächer jedoch zur Art der Fachbildung der Gattung *Marattia* hinüberneigt. Nach PRANTL (Bem. über d. Verwandtschaftsverhältnisse der Gefässkryptogamen und den Ursprung der Phanerogamen) ist das sogen. dreifächerige Sporangium von *Psilotum* ein aus drei (hänfig auch aus vier oder zwei) Sporangien bestehender Sorus. Wenn PRANTL diese Auffassung damit zu begründen sucht, dass der Sorus terminal auf einem Blatte stehe, welches beiderseits noch ein Fiederblättchen — das opponirte Hochblattpaar STRASBURGER's — trägt, so wird dagegen wenig einzuwenden sein, so lange nicht die Entwicklungsgeschichte diesem widerspricht. Jedenfalls aber wird diese Deutung, wie PRANTL auch hervorhebt, wesentlich gestützt durch Blattformen, die man bisweilen an der Grenze der sterilen und fertilen Region des *Psilotum*sprosses antrifft, nämlich zweilappige und dreilappige Blättchen. Der mittlere Lappen dieser letzteren ist etwas gegen die Oberseite zu geneigt, er ist entschieden aequivalent dem sorustragenden des wirklich fertilen, der noch etwas weiter nach oben verschoben ist.

Bei Tmesipteris sind die in analoger Weise wie bei *Psilotum* inserirten Sporangien (resp. Sori) stets länglichrund, zweifächerig und springen parallel der Längsachse zweiklappig auf, die fertilen Blätter dagegen sind ebenfalls zweitheilig. Für die Sporangiumentwicklung ist JURANYI (Bot. Jahresb. 1875, pag. 1009) zu dem gleichen Resultat, wie bei *Psilotum* gelangt; da jedoch alle Mittheilungen über die Sporangien dieser beiden Gattungen zu sehr einen aphoristischen Charakter an sich tragen, so würde eine gründliche und eingehende Mittheilung über diese interessanten Genera eine sehr empfindliche Lücke unserer entwicklungsgeschichtlichen Kenntnisse ausfüllen.

Noch weniger als von den eben besprochenen Gattungen wissen wir über die Sporangien der Gattung Phylloglossum (man vergl. pag. 300), welche in ähnlicher Weise, wie bei den meisten deutschen Lycopodien (*L. clavatum* etc.) zu einer gipfelständigen Aehre angeordnet sind. Wie bei den genannten Lycopodien geht offenbar auch hier der Anlage der Sporangien eine beträchtliche Längsstreckung der fertil werdenden Achse vorher, so dass dieselbe schliesslich als blattloser Schaft weit über die kleine Rosette der Laubblätter sich erhebt und nur an ihrem Ende die kurze, etwa 5 Millim. lange Sporangienaehre entwickelt. Während die sterilen Blätter (pag. 300) einigermassen an die Blätter von *Isoëtes* erinnern, so sind andererseits die fertilen Blätter der Sporangienähre in gleicher Weise wie bei den oben genannten Lycopodien bracteenartig umgewandelt und entsprechen auch denselben in ihrer äusseren Gestalt.

Isoëtes. In der fovea eines jeden fertilen Blattes (pag. 206 und 310) gelangt je ein mit einem sehr kurzen Stiel versehenes Sporangium, welches durch dünne Platten, *trabeculae*, (Fig. 57) unvollkommen gefächert wird, zur Entwicklung; dieselben ziehen sich quer durch das Sporangium hindurch und enthalten vielfache, luftführende Intercellularräume. Die Anlage und Entwicklungsgeschichte der Sporangien ist zuerst von HOFMEISTER (Beiträge z. Kenntn. d. Gefässkrypt. pag 151 ff.) studirt worden, der dieselben auf eine einzige Zelle der Innenseite der Blattbasis zurückzuführen suchte; die späteren Beobachtungen HEGELMAIER's Bot. Zeitg. 1874) ergaben jedoch, dass bei der ersten Anlage der Sporangien, eine unterhalb der Lingula gelegene Gruppe von Zellen der Blattbasis thätig sei. Die hiermit übereinstimmenden Untersuchungen GOEBEL's (Bot. Zeitg. 1880) erweiterten dieses Resultat noch dahin, dass das gesammte sporogene Gewebe auch hier aus einem hypodermalen Archesporium hervorgeht, welches in diesem Falle aus einer Zellschicht gebildet wird und durch den reichlichen Gehalt an homogenem Protoplasma von der darüber liegenden Zellschicht, sowie von dem übrigen Gewebe des Blattes sich deutlich abhebt (Fig. 61). Die erste Anlage der Sporangien erfolgt zu der Zeit, wo die Lingula sich bereits zu einem Gewebekörper auszubilden begonnen und die Lippe (labium) sich deutlich hervorgewölbt hat. In den ersten Zuständen sind die Makrosporangien von den Mikrosporangien nicht zu unterscheiden, mit der weiteren Entwicklung tritt jedoch sehr bald eine

Differenz ein, da bei beiden — im Gegensatz zu dem einheitlichen Wachsthum des Archespors im Mikrosporangium (Pollensack) der Phanerogamen — jede der das Archesporium zusammensetzenden Zellen ein selbständiges Wachsthum besitzt.

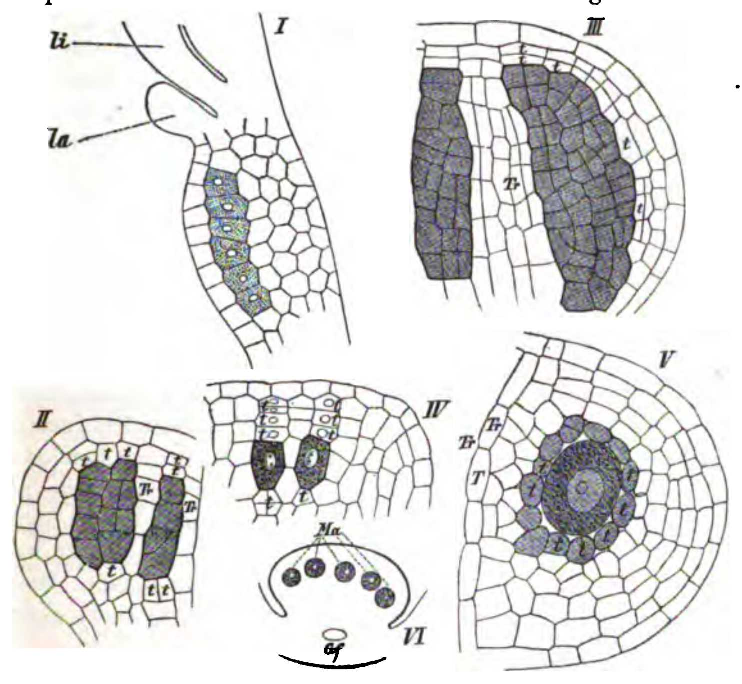


Fig. 60. (B. 88 h.)

Sporangiumentwicklung von *Isoëtes lacustris*. t Tapetenzellen, Tr Trabecula; das Archesporium, resp. das sporogene Gewebe ist schattirt. I Längsschnitt durch den basalen Theil eines fertilen Blattes, li Lingula und la labium, der Lage nach angedeutet, das Archespor bildet eine zusammenhängende Zellschicht (übereinstimmend mit GOEBEL's Fig. 12, Bot. Zeitg., Taf. VIII). II Querschnitt eines jungen Mikrosporangiums, in welchem bereits die Differenzirung des Archespors in sporogenes und steriles Gewebe (trabeculae) erfolgt ist; III Querschnitt durch ein Mikrosporangium mittlerer Entwicklung. IV—VI Querschnitt von Makrosporangien; bei der Bildung derselben theilen sich die Zellen des Archespors nicht wie bei den Mikrosporangien, sondern geben nach oben Tapetenzellen ab wie die Embryosackmutterzelle bei den Phanerogamen. Die grosse Zelle in Fig. V ist die Makrosporenmutterzelle; VI ein Uebersichtsbild über ein Makrosporangium mit ungetheilten Makrosporenmutterzellen, in genauen Grössenverhältnissen. II—VI nach GOEBEL; VII nur schwach vergr., II—VI etwa 200 mal vergr.

Bei der Entwicklung der Mikrosporangien strecken sich zunächst die Zellen des Archespors senkrecht zur Oberfläche der Sporangiumanlage und werden bald durch das mehr oder weniger wiederholte Ansetzen pericliner Theilungswände zu Zellreihen, welche das junge Sporangium quer durchziehen. Nur bis zu diesem Stadium der Entwicklung aber ist das gesammte aus dem Archespor hervorgegangene Zellgewebe gleichmässig mit Inhaltsmassen erfüllt, bald darauf verlieren vielmehr einzelne, zwischen den anderen verlaufende Zellreihen ihren bisherigen reichen Plasmagehalt, bleiben in ihrer Theilungsfähigkeit hinter den benachbarten Zellreihen zurück (Fig. 60, II Tr.) und werden nur zu mehr oder weniger langgestreckten, tafelförmigen Zellen. Dies sind die Anfänge der *Trabeculae* (Tr. auf Fig. 60), (man vergl. oben) die sterilen Partieen des

Sporangiums, während die sie umgebenden, mit reichem Plasmagehalt versehenen Zellreihen die sporogenen Zellreihen bilden und somit also die fertilen Theile des Sporangiums darstellen. Die letzteren erfahren darauf vielfache Theilungen und geben schon früh gegen die Sporangiumwand hin eine oder einige Tapetenzellen (t auf Fig. 60) ab, welche sich durch Spaltung späterhin vermehren (Fig. 60, II und III); der übrige, ungleich grössere Theil je einer sporogenen Zellreihe wird dagegen zu einem umfangreichen Zellcomplex, dessen Zellen die Mutterzellen der Mikrosporen sind (Fig. 60, III). Auch die Trabeculae sind inzwischen zu ansehnlichen Gewebepartieen herangewachsen, welche sich von den sporogenen Zellcomplexen nicht nur durch den schon oben hervorgehobenen Mangel an plasmatischem Inhalt und die meist langgestreckte Form ihrer Zellen (Fig. 60, III) abheben, sondern auch durch das Auftreten von lufthaltigen Intercellularräumen leicht kenntlich sind. Im Laufe ihrer Entwicklung aber geben sie sowol wie das Gewebe des äusserst kurzen, aber breiten Sporangienstieles an die angrenzenden sporogenen Complexe ihre äusseren Zellen als Tapetenzellen ab, so dass nun die sporogenen Complexe ringsum von den letzteren umgeben werden. (Fig. 60, III). Noch ehe dieses Entwicklungsstadium erreicht ist, gelangt jedoch das junge Sporangium durch das schnellere Wachsthum der umgebenden Gewebetheile des Blattes in eine Grube, die schon oben besprochene fovea (pag. 307), während ziemlich gleichzeitig die Entwicklung des kurzen, aber breiten Sporangiumstieles beginnt, welcher von den an das Gefässbündel der Blätter angrenzenden Zellschichten der Sporangiumanlage seine Entstehung nimmt. Bald darauf findet auch die Entwicklung des sogen. Velums (pag. 308) statt, welches das Indusium darstellt.

Die Makrosporangien werden, wie bereits erwähnt, in gleicher Weise wie die Mikrosporangien angelegt; bei ihrer Entwicklung aber entstehen nur die *Trabeculae* in übereinstimmender Weise wie bei den Mikrosporangien. Die fertilen Zellen des Archesporiums hingegen, welche sich sehr bald durch ihre reicheren Inhaltsmassen auszeichnen, erfahren im Gegensatz zu den der Mikrosporangien keine weiteren Theilungen, als diejenigen, welche zur Bildung von Tapetenzellen führen (Fig. 60, IV), die ihrerseits sich durch Quer- und Längswände weiter theilen. Auf diese Weise wird eine jede der fertilen Zellen des Archesporiums ganz direkt zur Makrosporenmutterzelle, welche zunächst noch in lückenlosem Verbande mit den benachbarten Zellen bleibt; mit dem weiteren Wachsthum des Sporangiums aber rundet sie sich allmählich ab, und nun beginnt sie, wie Goebel hervorhebt, eine destruktive Wirkung auf die sie umgebenden Tapetenzellen auszuüben, welche sich zunächst isoliren und ebenfalls abrunden (Fig. 60, V). Endlich aber erliegen sie einem in centrifugaler Richtung vorschreitenden Auflösungsprozess, während die auf diese Weise in eine Höhlung gelangende Sporenmutterzelle an Volumen zunimmt und schliesslich in die 4 Tochterzellen, die Makrosporen, zerfällt.

Die hierbei stattfindenden Theilungsvorgänge sind von Strasburger (Ueber Zellbildung und Zelltheilung) an den Makrosporen-Mutterzellen von I. *Duriaei* näher erforscht worden, welche ein sehr geeignetes Untersuchungsobjekt bieten, da sie trotz ihrer relativ sehr bedeutenden Grösse (Durchm. = c. 0,075 Millim). gänzlich durchsichtig sind. Der centrale Zellkern ist hier verhältnissmässig sehr inhaltsarm und wird von grossen Stärkekörnern und dichterem Protoplasma mehr oder weniger einseitig bedeckt. Diese letzteren (nicht aber der Zellkern) theilen sich nun in zwei Hälften, zwischen denen sehr bald die streifige Differenzirung zu Kernfäden hervortritt, während der Mutterzellkern durch dieselben bei Seite gedrängt wird. Darauf erweitern sich die beiden Protoplasma-Massen in sich kreuzenden Richtungen und theilen sich alsbald noch ein Mal;

die plasmatischen Massen ordnen sich dabei rein tetraëdrisch an, bleiben aber in einiger Entfernung von der Mutterzellwand. Der primäre Mutterzellkern, welcher jetzt in die Mitte gedrängt worden ist, wird nun immer inhaltsärmer und verschwindet endlich vollständig, während fast gleichzeitig die Kernfäden in ihrer Mitte anschwellen und quer anastomosiren. Hierdurch erfolgen die Anlagen der Zellplatten, welche in der Mitte (an der Stelle des desorganisirten Zellkerns) zusammenstossen. Nach der Peripherie hin aber beginnt in den tetraëdrischen Massen die Differenzirung der Zellkerne, welche zuerst als Verdichtungen im Protoplasma kenntlich werden. Die Hautschichtplatten, auch hier zunächst durchaus einfach, spalten sich aber gleichzeitig in je zwei Hälften, zwischen denen sehr quellbare Cellulose als Membran ausgeschieden wird. An der Zellplatte selbst aber waren auch hier keine sichtbaren Stoffe zur Bildung derselben wahrzunehmen. Wir haben somit hier den sonst nur in den Sporenmutterzellen von *Anthoceros* (STRASBURGER, über Zellbildung und Zelltheilung) beobachteten Fall vor uns, dass die Entstehung neuer Zellkerne unabhängig von dem Zellkern der Mutterzelle vor-sich geht. Jedenfalls aber finden hier Wachsthumsvorgänge statt, welche den Uebergang vermitteln von denen der Zelltheilung zu denen der sog. freien Zellbildung, wie sie ebenfalls von STRASBURGER in dem oben citirten Werke erörtert worden sind. Die Ausbildung der Mikrosporen dagegen erfolgt in einer im Wesentlichen übereinstimmenden Weise mit der oben (pag. 312) mitgetheilten Sporenentwicklung von *Psilotum*.

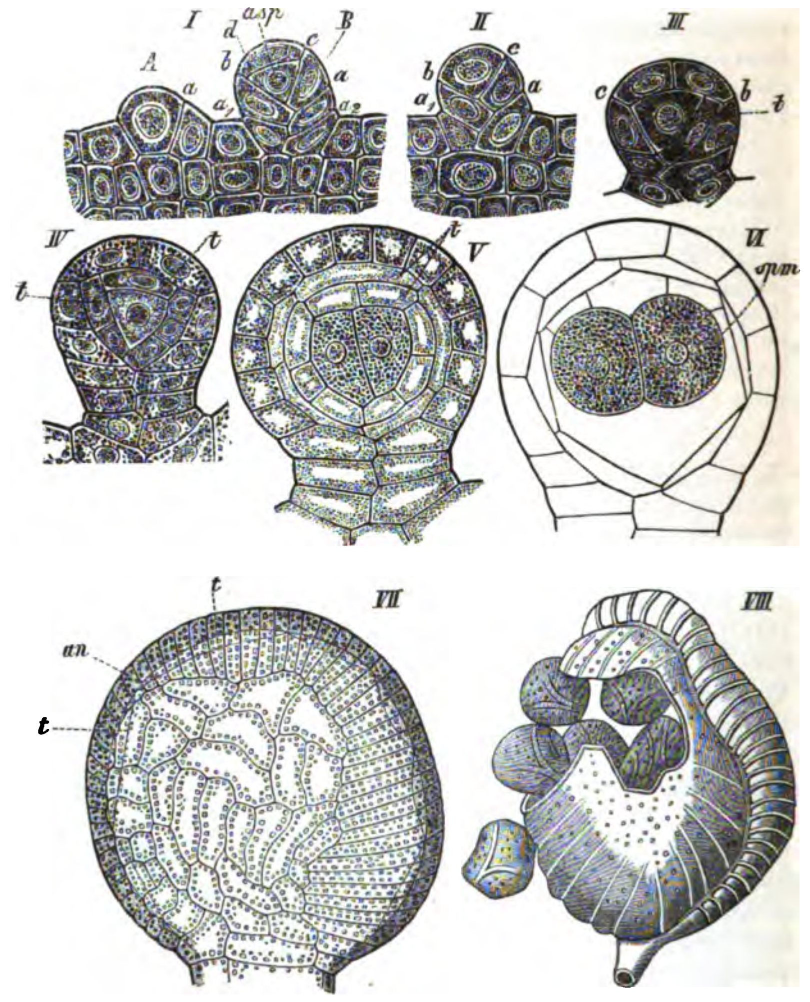
2. Filicinae.

Die Sporangien der Filicinen sind untereinander zum Theil so verschiedenartig, dass es nicht möglich ist, einen allgemeinen Ueberblick über dieselben zu geben; das durchgreifend Gemeinschaftliche beschränkt sich fast nur auf das Archesporium.

I. Hymenophyllaceen, Cyatheaceen (resp. Cibotiaceen), Polypodiaceen, Salviniaceen, Parkeriaceen. — Relativ sehr einfach und leicht verständlich ist die Anordnung und Entwicklung der Sporangien von *Ceratopteris*, welche einzeln, nicht in Gruppen wie bei den meisten anderen Farnen der Unterseite des Blattes inserirt sind. Bei der Reife bilden sie gestielte, kugelige Kapseln, welche, wie alle Sporangien der genannten Familien mit breitem Querriss sich öffnen; ihre Entwicklung ist neuerdings von KNY (Die Entwicklung der Parkeriaceen, Leop. Carol. Akad. 37. Bd.) zum Gegenstand eingehender Untersuchungen gemacht worden. Bereits zu der Zeit, wo die Blattspreite noch schneckenartig eingerollt ist, werden sie in acropetaler Folge auf der Unterseite der Fiederchen, beiderseits von deren Mediane angelegt. Ihren Ursprung nehmen die Sporangien von einer Aussenzelle, welche sich papillenartig hervorwölbt und sehr bald durch eine schief verlaufende Wand (Fig. 61, I. A, a) theilt, worauf in der äusseren und grösseren dieser Zellen durch vier successive auftretende Theilungswände (die drei auf der Figur sichtbaren sind mit b, c und d bezeichnet) die Bildung von vier planconvexen Wandungszellen und einer tetraëdrischen Innenzelle, des Archesporiums, vollzogen wird (Fig. 61, I und III). Gleichzeitig hiermit folgen dem Wachsthum der basalen Partie die Theilungswände a_1 und a_2, welche die Bildung des Stieles (man vergl. Fig. IV und V) einleiten. Bei den meisten Polypodiaceen wird die Bildung des Stieles durch die erste Theilungswand der papillenartig hervorgewölbten Aussenzelle eingeleitet, welche mehr oder weniger quer verläuft und eine untere Zelle, die Stielzelle, und eine obere Zelle, die Mutterzelle, des Sporangiums abtrennt.

Aus dem Archespor gehen zunächst vier schmale, tafelförmige Tapetenzellen (Fig. 61, III und IV) hervor, welche durch eine Wiederholung des bei der Bildung der Wandzellen stattfindenden Theilungscyklus abgetrennt werden und den letzteren daher auch in der äusseren Form gleichen, durch den bedeutend

reicheren Inhalt an Protoplasma aber sehr leicht von ihnen zu unterscheiden sind. Die von den Tapetenzellen gebildete Hüllschicht wird zwar in einzelnen Fällen noch mehrschichtig (z. B. bei *Ceratopteris*, Fig. 61, V und VI und bei *Salvinia*), der



(B. 881.) Fig. 61.

Sporangium-Entwicklung von *Ceratopteris thalictroides* Brong. — I—VIII die aufeinanderfolgenden Zustände. a, b, c und d auf I—III die drei ersten aufeinanderfolgenden Theilungswände der Sporangiummutterzelle (Fig II stellt den Uebergangszustand zwischen Fig. I, A und Fig. I, B dar). a_1 und a_2 die dem Wachsthum des Stieles folgenden Theilungswände. asp das Archesporium. t die Tapetenzellen, spm die Sporenmutterzellen, an der Annulus, sp die Sporen. I—VII nach Kny, VIII nach Hooker. I—VI 300mal vergr., VII 150mal vergr., VIII 100mal vergr.

Schwerpunkt der weiteren Entwicklung des Sporangiums liegt aber in der aus dem Archesporium hervorgegangenen, centralen Zelle, welche die Mutterzelle des sporogenen Gewebes ist und durch succedane Zweitheilungen in die Sporenmutterzellen zerfällt, deren Zahl nach Tschistiakoff oft sogar innerhalb eines und desselben Sorus nicht constant ist, zum mindesten jedoch vier oder aber ein mehrfaches von vier beträgt.

In der weiteren Entwicklung des Sporangiuminhaltes (Auflösung der Tapeten-

zellen, Bildung der Sporenzellen und der Sporen) finden keine wesentlichen Abweichungen von dem im Obigen bereits geschilderten, allgemeinen Typus statt, soweit wir überhaupt darüber Kenntniss besitzen. Nur bei der Ausbildung der Sporangiumwand tritt bei den meisten Filicineen die Entwicklung des sogen. Ringes (Annulus) auf, der zumal bei den Polypodiaceen eine aus höchst eigenthümlich ausgebildeten Wandzellen bestehende Verdickungsleiste (Fig. 61, VIII) bildet, welche das Sporangium rings umgiebt, aber niemals völlig geschlossen ist. Bei der mit der Reife des Organs mehr oder weniger zusammenfallenden Austrocknung contrahirt sich aber der Ring in der Richtung der Tangente sehr erheblich und bewirkt dadurch das Zerreissen der dünnhäutigen Sporangiumwand (Fig. 61, VIII), welches stets senkrecht zur Ebene des Ringes durch einen meist breiten Querspalt erfolgt. Bei der Anlage des Ringes sind die Theilungen der Wandzellen im Allgemeinen bereits abgeschlossen, nur die Zellen, aus denen der Ring hervorgehen soll, erfahren noch weitere Theilungen, welche in der Regel durch einander parallele anticline Wände vollzogen werden, bis endlich die definitive Anzahl von Zellen gebildet ist. Bei dem darauf stattfindenden Hervorwölben dieser Zellen verdicken sich besonders ihre Scheidewände und treten als deutliche Erhabenheiten über die Oberfläche des Ringes hervor, während gleichzeitig die charakteristische goldgelbe Färbung derselben allmählich mehr und mehr Platz greift.

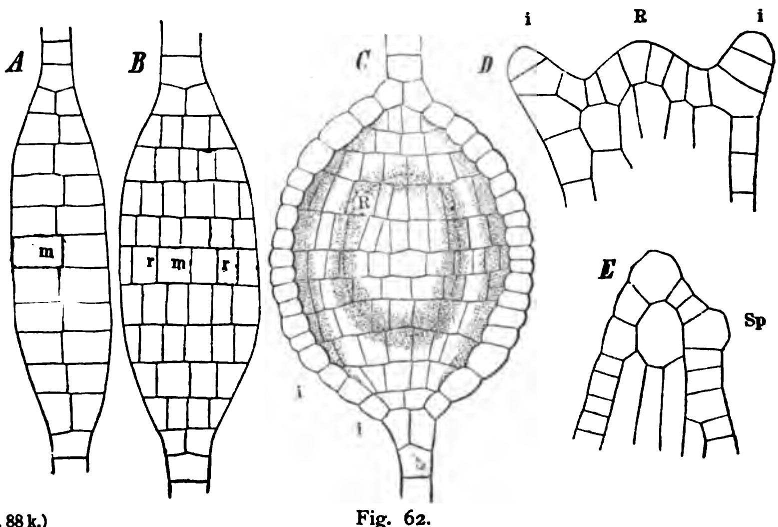
Mit diesen eben geschilderten Vorgängen stimmt aber im Wesentlichen die Entwicklung des Sporangiums der Hymenophyllaceen, Cyatheaceen (resp. Cibotiaceen) und Polypodiaceen in der Hauptsache überein,*) so dass man diesen Entwicklungsgang als den des typischen Filicineensporangiums bezeichnen kann. Nur in der Anordnung der Sporangien — man vergl. weiter unten — steht *Ceratopteris* (nebst den Verwandten) ziemlich isolirt da; bei den meisten übrigen Farnen der genannten Familien sind die Sporangien in ganz genau definirbarer Weise zu mehreren vereinigt, und es wird eine jede derartige Congregation als ein »Sorus« bezeichnet.

Der ausgebildete Sorus der Hymenophyllaceen nimmt stets das Ende eines Nerven ein, er steht am Rande des Blattes, ohne weder der Ober-, noch der Unterseite desselben anzugehören und gleicht bis auf einige unwesentliche Verschiedenheiten der äusseren Gestalt dem der Salviniaceen (man vergl. pag. 187). Auch bei den Hymenophyllaceen nehmen die Sporangien von einem mehr oder weniger säulenförmigen, über die Blattsubstanz herausreichenden Receptaculum ihren Ursprung, welches von einer die Sporangien bedeckenden Hülle, dem Indusium umgeben wird. In der äusseren Gestalt weicht allerdings besonders das letztere von dem der *Salvinia* ab, wo es als eine oben geschlossene, kugelige Kapsel erscheint, während das Indusium der Hymenophyllaceen sich der Form eines Bechers nähert, aus welchem das mitunter peitschen- oder fadenartig ausgebildete Receptaculum *(Trichomanes elegans)* weit herausreicht. Das Indusium variirt aber auch bei den Hymenophyllaceen selbst mehrfach und tritt bald als zwei unter sich völlig gleiche Lappen an der Ober- und Unterseite des Blattes auf oder erhält direkt die Form eines Bechers, welcher an seinem freien Rande in einen den Lappen entsprechenden zweilippigen Saum endigt.

*) Man vergl. PRANTL, Unters. z. Morphol. d. Gefässkryptogamen. I. Die Hymenophyllaceen. Leipzig, 1875. — REESS, Entwicklung des Polypodiaceensporangiums (Jahrb. f. wiss. Bot. VII). — RUSSOW, Vergl. Unters. Petersburg 1872 — SACHS, Lehrb. d. Bot. — TSCHISTIAKOFF, Die Sporangien und Sporen der Polypodiaceen (Nuovo Giorn. Bot. Ital. VI). — LUERSSEN, Medic.-pharm. Botanik, pag. 529.

Nach den Untersuchungen PRANTL's besitzt nicht jeder beliebige Nerv die Fähigkeit, an seinem Ende fertil zu werden, sondern es tritt und zwar besonders bei der Gattung *Trichomanes* eine gewisse Regelmässigkeit in der Anordnung der fertilen Nerven hervor, welche sich in zwei Modificationen ausspricht, der paratacten und der epitacten Stellung der Sori, und mit der katadromen und anadromen Nervatur des Blattes (man vergl. pag. 273) in Zusammenhang zu bringen ist. Die paratacte Stellung beruht im Wesentlichen darauf, dass die Anordnung der Sori in inniger Beziehung zur sympodialen Ausbildung des Blattes steht, der Art, dass der geförderte Gabelast stets steril bleibt und die Scheinachse fortsetzt, während der geminderte mit einem Sorus abschliesst. Bei der epitacten Anordnung dagegen übernimmt der geförderte Gabelspross nicht allein die Fortsetzung der Scheinachse, sondern auch die Bildung des Sorus, welcher der weiteren Entwicklung der Scheinachse eine Grenze setzt. Nur in einem einzigen Falle, nämlich in der Gattung *Cardiomanes* sind die Sori nicht an bestimmte Nerven gebunden; sie werden daher zweckmässig als sori pantotacti zu bezeichnen sein. Aber auch bei der Gattung *Hymenophyllum* ist die Architectur des Blattes nicht immer so ausgeprägt, wie bei *Trichomanes*; vielmehr findet man hier die pantotacte Anordnung der Sori mit einer mehr oder minder hervortretenden Tendenz zur paratacten, nur sehr selten dagegen die epitacte Anordnung.

Bei der Anlage des Sorus ändert sich zunächst der bisherige Theilungsmodus eines Theiles des Blattrandes und es treten in den Randzellen, welche das



(B. 88 k.) Fig. 62.

Entwicklung des Sorus von *Trichomanes speciosum*, nach PRANTL. — A bis C Scheitelansichten dreier aufeinanderfolgender Zustände, m Medianwand, rr Rindenwände, R Receptaculum, i Indusium. D Längsschnitt von C. E Optischer Längsschnitt des kegelförmig hervorgewölbten Receptaculums mit der Anlage der ersten Sporangien (Sp). 150mal vergr.

Nervenende einnehmen, successive mehrere der Blattfläche parallele Theilungswände auf. Das hierdurch entstehende oberflächliche Gewebe wird aber an dieser Stelle nicht nur mehrschichtig, sondern erfährt zugleich, und zwar in analoger Weise wie bei der Differenzirung des Nerven (man vergl. pag. 272) bereits die die Sonderung in Gefässbündel und Rinde einleitenden Theilungen. Der Dickenzunahme der Nervenenden folgt aber auch die Hervorwölbung des Receptaculums, zu dessen beiden Seiten auch sehr bald das Indusium emporwächst (Fig. 62, C und D). Gleichzeitig mit diesen Wachsthumsvorgängen, oder kurz darauf, nachdem das Receptaculum sich kegelartig erhoben hat, erfolgen an demselben auch bereits die Anlagen der ersten Sporangien, welche nahe dem

Scheitel des Receptaculums beginnend (Fig. 62, E) basipetal fortschreiten. Wie bei dem oben beschriebenen typischen Filicineensporangium wölbt sich hierbei eine der Aussenzellen, nachdem sie sich mit dichtem Plasma gefüllt, zunächst papillenartig vor und erfährt darauf durch eine mehr oder weniger schräge Wand die Differenzirung in Stiel und Mutterzelle des Sporangiums, dessen weitere Entwicklung in allen wesentlichen Punkten mit der des typischen Filicineensporangiums übereinstimmt.

Während der Ausbildung der ersten Sporangien sistirt aber das Receptaculum sein Wachsthum, welches nun nur noch von intercalaren Theilungsvorgängen begleitet ist, keineswegs, und es finden in basipetaler Folge auch stetig weitere Anlagen neuer Sporangien statt; in den centralen Theilen des Receptaculums beginnt aber die Differenzirung des Gewebes, welche an die acropetal fortschreitende Bündelentwicklung des fertilen Nerven anschliesst. Auch in dem Indusium, welches gleichzeitig mit dem Receptaculum rings um dasselbe sich erhebt, wird in den beiden Berührungspunkten mit dem Mesophyll des Blattes schon sehr früh je ein Gefässbündel angelegt. Dasselbe scheint eine nur sehr rudimentäre Entwicklung zu erhalten, durchzieht jedoch je eine Seitenkante des Indusiumbechers fast der ganzen Länge nach und erhielt bereits von METTENIUS die auch später benutzte Bezeichnung »Schenkelstrang.«

Auf Grund der im Vorhergehenden mitgetheilten Entwicklungsvorgänge fasst PRANTL das Indusium der Hymenophyllaceen als die Fortsetzung der Rindenschicht des fertilen Nerven, das Receptaculum dagegen als die Fortsetzung des Gefässbündels auf, und folgert daraus weiter, dass die oberflächliche Zellenschicht des Receptaculums, welche die Sporangien erzeugt, nicht mit der Epidermis der Nerven verglichen werden kann, und dass daher die Sporangien nicht als Trichome, sondern als endogene Gebilde aufzufassen sind. Einige darauf bezügliche Andeutungen, wobei ich die constanten Beziehungen der Sori zu den Blattnerven im Auge hatte, sind von mir schon oben (pag. 150) gegeben worden. Im Uebrigen jedoch stimme ich mit GOEBEL (Bot. Ztg. 1880) darin überein, dass diese morphologischen Begriffsbestimmungen, insbesondere die der Trichome, hier völlig entbehrlich sind, da es gänzlich unberechtigt wäre, dem Farnsporangium phylogenetisch den Werth eines Haares zuzuschreiben, aus dessen Umwandlung es entstanden sei; man bedenke auch die phylogenetischen Nachkommen des Farnspo angiums, die Pollensäcke und Samenknospen der Phanerogamen. Will man mit der Bezeichnung »Trichom« ausdrücken, dass die Farnsporangien in gleicher Weise wie die Trichome zur Anlage gelangen, so wird damit weiter nichts, als der Moment der Entstehung bezeichnet, wodurch indessen für die Erkennung der speciellen Entwicklungsgeschichte des Sporangiums wenig gewonnen wird (man vergl. das Vorhergehende und das Nachfolgende).

Dagegen treten nicht selten echte Trichombildungen in einem Sorus auf; es sind dies mehr oder weniger gegliederte Haare, welche ganz allgemein als »Paraphysen« bezeichnet werden und meistens von dem Receptaculum, seltener, wie z. B. bei *Aspidium filix mas* von dem Sporangiumstiel ihren Ursprung nehmen; in beiden Fällen aber endigen sie in der Regel mit einer kugeligen Drüse.

Den Hymenophyllaceen am nächsten erscheinen die Cibotiaceen *(Cibotium, Dicksonia, Balantium, Davallia, Microlepis)*, welche im Wesentlichen nur durch das mehrschichtige Gewebe des Mesophylls und des Indusiums von den Hymenophyllaceen verschieden sind. Zu bemerken ist nur, dass bei den meisten dieser Gattungen an dem Indusium im Alter eine Verschiedenheit der ober- und unterseitigen Hälfte hervortritt, welche bei *Davallia* bereits mit der ersten Entwicklung der beiden Indusiumlappen angelegt wird. Im letzteren Falle wird der unterseitige Lappen nicht in derselben Weise wie der obere sofort zu einem mehrschichtigem Gewebe, sondern zunächst nur zu einer einschichtigen Lamelle, welche erst durch nachträgliche Theilungen an ihrer Basis mehrschichtig wird. In der Anlage der

Sporangien endlich tritt bei den genannten Gattungen nur der sehr geringe Unterschied von den Hymenophyllaceen hervor, dass das erste Sporangium hier auch am Scheitel des Receptaculums zur Anlage gelangt (z. B. *Dicksonia)*, was bei den Hymenophyllaceen nach PRANTL nur selten stattfinden soll. An die Cibotiaceen dagegen schliessen sich die Salviniaceen an, deren Sori ebenfalls am Ende eines Nerven stehen; auch hier bildet demnach das Receptaculum die direkte Fortsetzung eines Nerven des fertilen Blattes; das Uebrige geht aus der nachfolgenden Entwicklungsgeschichte hervor.

Die Sori von *Salvinia* werden nur an den Wasserblättern (pag. 259) angelegt, die Luftblätter bleiben stets steril. In den jüngsten bis jetzt von JURANYI (Ueber die Entwicklung der Sporangien und Sporen der *Salvinia natans;* Berlin 1874) beobachteten Zuständen treten die Sori an einer Seite eines Wasserblattes als Zellkörper hervor, welche sich an ihrem Ende sehr bald in eine centrale und eine peripherische Partie sondern. Die erstere ist das in der Entwicklung begriffene Receptaculum (bei den Salviniaceen von den meisten Autoren als »columella« bezeichnet), der peripherische Theil dagegen das Indusium, welches zu dieser Zeit nur als eine trichterförmige Membran das sich hervorwölbende Receptaculum umgiebt, mit dem Wachsthum des gesammten Zellkörpers jedoch allmählich zu einer kapselartigen Hülle heranwächst (pag. 187). Während dieser Vorgänge, welche mit den analogen der Hymenophyllaceen (pag. 322) übereinstimmen, und während das Receptaculum selbst noch in lebhafter Volumenvermehrung begriffen ist, die der letzteren folgenden Zelltheilungen des Scheitels aber beendigt sind, findet bereits die erste Anlage der Sporangien statt, welche von den oberflächlichen Zellen des Scheitels des Receptaculums mehr oder weniger direkt ihren Ursprung nehmen. Diese Zellen wölben sich papillenartig hervor und beginnen entweder sofort die Bildung der Sporangien, wie dies bei der Entwicklung des Makrosporangiumsorus der Fall ist, oder sie wachsen zu verschieden langen und durch Querwände gegliederten Zellhaaren oder Zipfeln aus, in deren Endzellen erst die Bildung der Sporangien eintritt. In dem letzteren Falle erfolgt die Anlage der Mikrosporangien, resp. die des Mikrosporangiumsorus (man vergl. pag. 186). In beiden Fällen aber entspricht die Entwicklung der Sporangien bis zur Bildung der aus den Sporenmutterzellen hervorgehenden jungen Sporenzellen dem oben geschilderten Gange des typischen Farnsporangiums, und es sind daher auch die Vorgänge bei der Entwicklung der Makrosporangien und der Mikrosporangien bis zu diesen Zuständen fast die gleichen; nur in der Entwicklung des Stieles tritt ein geringer Unterschied darin hervor, dass bei den Makrosporangien etwa zu gleicher Zeit mit der ersten Anlage der Tapetenzellen die Zellen des Sporangiumstieles Theilungen durch Längswände erfahren, während bei den Mikrosporangien diese Theilungen unterbleiben. Bei den letzteren bleibt demnach der Stiel einschichtig, während er bei den Makrosporangien im Laufe der Entwicklung mehrschichtig wird. Die wesentlichen Verschiedenheiten treten erst mit der Ausbildung der Sporenzellen zu den Sporen hervor. In den Mikrosporangien bilden sich sämmtliche Tetraden zu 4×16 Mikrosporen aus, während die Tapetenzellen (der Mantel der JURANYI'schen Bezeichnungsweise) aufgelöst werden (Fig. 63) und das Material liefern zu einer plasmatischen Hülle, welche bei *Salvinia* die Gesammtmasse der Mikrosporen allseitig umgiebt, bei *Azolla* (pag. 186) jedoch die Mikrosporen nur gruppenweise zusammenfasst.

In den Makrosporangien dagegen bildet sich nur eine der 4×16 jungen Sporenzellen weiter aus, welche sich zunächst um vieles bedeutender, als die übrigen

vergrössert und bald eine kugelige Gestalt (Fig. 63 B, ma) erhält. Dabei nimmt die zarte Wand dieser begünstigten Sporenzelle, offenbar die junge Makrospore, eine anfangs lichtgelbe, später bräunlichgelbe Färbung an, während die Menge ihres

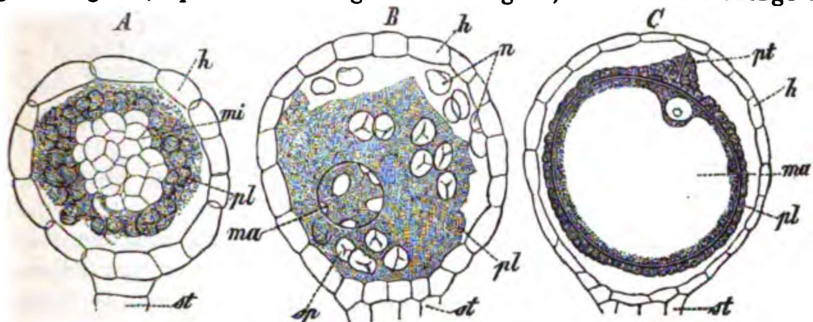


Fig. 63. (B. 881.)

Sporangien von *Salvinia natans*, nach JURANYI. — A Mikrosporangium, in welchem die Gesammtmasse der Mikrosporen-Tetraden (mi) von einer Protoplasmahülle (pl) umgeben wird, welche ihren Ursprung zum grössten Theil von den desorganisirten Tapetenzellen genommen haben. h die Sporangiumwand, st der einschichtige Sporangiumstiel. B und C Makrosporangien in auf einander folgenden Entwicklungszuständen. ma die Makrospore, sp die übrigen noch nicht desorganisirten Sporenzellen, n Reste der noch nicht aufgelösten Tapetenzellen, pl die von den letzteren zum grössten Theil herrührende Plasmahülle, h die Sporangiumwand, st der mehrschichtige Sporangiumstiel, pt eine der Platten, in welchen die am Scheitel der Sprosse kegelförmig angesammelte Plasmamasse zu drei Lappen sich spaltet.

plasmatischen Inhaltes gering bleibt und sich gegen Ende der Entwicklung an der dem Scheitel des Sporangiums zugekehrten Seite der Makrospore am stärksten ansammelt, den nunmehr leicht erkennbaren, grossen Zellkern einschliessend. Während dieses Vorganges nehmen die plasmareichen Tapetenzellen zunächst bedeutend an Volumen zu und umgeben anfangs noch als continuirliche Hülle die innere Zellenmasse. Sehr bald jedoch werden sie aufgelöst und gleichzeitig damit zerfallen auch die zuerst noch die junge Makrospore umgebenden übrigen Sporenzellen (Fig. 63), so dass die Makrospore schliesslich in einem Plasmaklumpen eingeschlossen ist. In demselben treten nun Vacuolen auf, welche immer zahlreicher werden und sich einander nähern, so dass die Plasmamasse, zumal sie nun auch allmählich erhärtet, endlich das Aussehen eines aus sehr kleinen Zellen bestehenden Gewebes erhält, welches die Makrospore rings umgiebt. Mit Rücksicht hierauf wurde es früher auch thatsächlich als Exosporium aufgefasst, welche Bezeichnung mit Bezug auf die Entwicklungsgeschichte nun richtiger (man vergl. pag. 152 und 186) in Episporium umzuwandeln ist (man vergl. auch pag. 197). Nach dem Scheitel der Spore hin sammelt sich die plasmatische Hülle kegelförmig an und es treten darauf in derselben drei unter einem Winkel von 120° auf einander stossende, körnerlose, das Licht stark brechende Platten hervor, in denen später die den Scheitel bedeckende Plasmamasse sich in drei Theile, die sog. Lappen spaltet (man vergl. pag. 197).

Auch die Entwicklung der Makrospore von *Azolla* scheint trotz der grossen äusserlichen Verschiedenheit (pag. 199) nach dem, was wir (besonders durch STRASBURGER, über *Azolla)* darüber wissen, mit den eben beschriebenen Wachsthumsvorgängen im Wesentlichen übereinzustimmen, wobei allerdings nicht unberücksichtigt bleiben darf, dass der Makrosporangiumsorus monangisch ist (pag. 199), und es findet sich nach STRASBURGER auch in ganz jungen Anlagen des weib-

lichen Sorus zwar ein einziges, Sporangium. Dasselbe füllt mit Ausnahme der Scheitelwölbung die ganze Höhlung des Sorus aus, erhält jedoch in ganz analoger Weise wie bei *Salvinia* die Ausbildung seiner Innenmasse, indem auch hier nur eine einzige der jungen Sporenzellen zur weiteren Entwicklung gelangt. Dieselbe zeichnet sich daher sehr bald durch ihre Grösse vor den anderen Sporenzellen aus, weist jedoch ihrer äusseren Gestalt nach auch jetzt noch auf die tetraëdrische Entstehung hin, indem sie nach dem Scheitel des Sorus stark abgeplattet bleibt. Die junge Spore nimmt daher nicht die geammte eirunde Höhlung des Sporangiums ein, sondern lässt nach dem Scheitel desselben hin sogar einen ihrem eigenen Volumen fast gleich grossen Raum übrig, der sich im Weiteren allmählich mit Plasmamassen füllt. Dieselben nehmen nicht nur in der bereits erörterten Weise von den Tapetenzellen und den anderen Sporenzellen ihren Ursprung, sondern auch von der Sporangiumwand selbst, deren Desorganisation und theilweise Auflösung nun ebenfalls sehr bald erfolgt. Die junge Makrospore füllt somit den unteren Theil des Indusiums ganz direkt aus, ohne weitere Vermittlung einer Sporangiumwand; um sie herum bildet sich aber wie bei *Salvinia* ein Episporium, welches nach unten zu eine gleichförmige Verdickungsschicht darstellt, nach oben zu aber sich zu dem sogen. Schwimmapparat (man vergl. pag. 199) differenzirt. In seiner ausgebildeten Form zerfällt derselbe in mehrere Schwimmkörper.

Den im Vorhergehenden besprochenen Abtheilungen der Farne schliessen sich zunächst die Gattungen *Cyathea*, *Hemitelia* und *Alsophila* an, deren Sorus in ganz analoger Weise zur Ausbildung gelangt. Das Receptaculum der in Rede stehenden Gattungen, welches sonst dem der Hymenophyllaceen völlig gleicht, bildet aber keine direkte Verlängerung des fertilen Nerven, sondern eine mehr oder weniger senkrecht zur Blattfläche erfolgende Verzweigung desselben, in welche sich ebenfalls die Differenzirung des inneren Gewebes zu Treppentracheïden u. s. w. fortsetzt. Ganz dasselbe findet man auch bei den von den meisten Autoren unter der Familie der Polypodiaceen vereinigten Gattungen; sehr deutlich z. B. bei *Aspidium Filix mas*, obschon bei anderen Gattungen das Receptaculum überhaupt nur zu einer sehr rudimentären Ausbildung gelangt. Während aber bei *Cyathea* die Entwicklung des Indusiums mit der der oben besprochenen Gattungen in allen wesentlichen Punkten noch völlig übereinstimmt (nur bei *Alsophila* fehlt es gänzlich), weichen die übrigen Gattungen meist schon bei der ersten Anlage des Indusiums nicht unerheblich ab (PRANTL, Verwandschaftsverh. d. Farne. Phys. med. Ges. Würzburg).

Nur *Pteris aquilina* macht hiervon nach BURCK (Over de ontwikkelingsgeschiedenis an den aard van het Indusium der Varens. Harlem 1874) eine Ausnahme, da das Receptaculum auch hier als die Fortsetzung des Blattrandes erscheint, zu dessen beiden Seiten Indusiumlappen hervorsprossen; denn der sogen. umgeschlagene Blattrand bildet in der That die obere Hälfte des Indusiums, welche sich in gleicher Weise wie der obere, mehrschichtige Indusiumlappen von *Davallia* seitlich aus dem Blatte herausentwickelt. Auch die untere Indusiumhälfte entsteht bei *Pteris aquilina* in ganz analoger Weise wie bei *Davallia* (man vergl. pag. 324), bleibt jedoch wie es scheint, bei *Pteris aquilina* auch späterhin einschichtig. Wenn aber der äussere Habitus trotzdem eine so grosse Differenz zwischen beiden Pflanzenformen zeigt, so ist dieselbe, wie zuerst PRANTL hervorgehoben hat, thatsächlich nur darauf zurückzuführen, dass bei *Pteris aquilina* die Sori (unter Anastomosen der Nerven) seitlich zusammenhängen und eine continuirliche Reihe bilden, während bei *Davallia* die einzelnen Sori noch getrennt von einander bleiben. Nur bei einer einzigen Polypodiacee, *Gymnopteris aurita* KEYS. (*Polybotrya* Blume) wird der Blattrand in gleicher Weise wie bei *Pteris aquilina* zum Receptaculum, aber es unterbleibt die Entwicklung

des Indusiums. Selbst bei allen übrigen Arten der Gattung *Pteris* treten die Sporangien seitlich hervor; hierbei bildet aber der umgeschlagene Blattrand wirklich die Fortsetzung des ursprünglichen Blattrandes und da die Sori bei der gänzlichen seitlichen Verschmelzung ihre Individualität völlig verloren haben, so unterbleibt auch die Entwicklung des Receptaculums und somit auch die eines Indusiums gänzlich. Während aber bei den nächstverwandten Gattungen *(Allosurus, Cheilanthes, Gymnogramme)* die Sporangien sich weiter auf den Nerven ausbreiten, dieselben sogar zum Theil verlassen, und zuletzt auf die Blattfläche gelangen (Acrostichaceen), tritt eine nähere Beziehung zu *Davallia* erst wieder bei *Adiantum* hervor, welches die getrennten Sori beibehalten, aber den unterseitigen Indusiumlappen verloren hat, während der Blattrand in eine einfache Zellschicht ausgeht wie bei *Pteris aquilina*; zwischen *Davallia* und *Adiantum* ist wahrscheinlich die noch näher zu untersuchende Gattung *Lindsaea* einzureihen. Auch bei den übrigen noch nicht besprochenen Polypodiaceen bewahren die Sori ihre Individualität, entfernen sich jedoch, wie schon oben hervorgehoben wurde, vom Blattrande und stehen auf dem Rücken oder auf dem Ende der Nerven. Während hierbei das Receptaculum oft nur eine sehr geringe Ausbildung erreicht, gelangt meist nur der unterseitige Indusiumlappen zur Entwicklung, welcher fast immer auf der dem Blattrande gegenüber liegenden Seite des Receptaculums eingefügt ist. So besonders bei *Onoclea*, *Cystopteris, Woodsia*, *Cyathea*, von denen die erstere sich am nächsten an *Davallia* anschliesst, während bei *Cystopteris* der unterseitige Indusiumlappen in Gestalt einer Zellfläche den ganzen Sorus bedeckt und bei *Woodsia* und *Cyathea* das Receptaculum becherartig umschliesst. Bei *Aspidium* und *Nephrolepis* dagegen gelangt das Indusium weiter an dem Receptaculum hinauf, so dass es auf dem Scheitel desselben erscheint. Ausser bei *Alsophila* aber, wo das Indusium gänzlich verloren geht, wird es bei *Polypodium* und *Phegopteris* (über *Ceterach* weiter unten) auf ein Minimum beschränkt. — Bei *Athyrium*, *Asplenium*, sowie den verwandten Gattungen *Blechnum Woodwardia* und *Ceterach* ist der Sorus nicht mehr rund, wie bei den vorhergenannten Gattungen, sondern länglich und verläuft seitlich am Nerven. Bei *Athyrium*, welches den Uebergang der vorher erörterten Gattungen zu *Asplenium* vermittelt, wird der Sorus von einem mit dem freien Rande gegen den Blattrand gewendeten Indusium bedeckt, welches sich aber (falls es nicht wie bei *A. alpestre* frühzeitig zu Grunde geht) nebst dem Sorus auf dem Nerven einseitig gegen die Hauptrippe herabzieht und der letzteren bei ihrem Längsverlauf an der dem freien Blattrande zugewendeten Seite des Sorus inserirt erscheint. Bei *Asplenium*, *Blechnum* und *Woodsia* ist nur der letztere Theil des Indusiums erhalten, während bei *Ceterach* auch dieser nur sehr rudimentär sich entwickelt. Auf diese Weise erklärt sich auch die scheinbar entgegengesetzte Insertion des Indusiums.

II. Schizaeaceen, Gleicheniaceen, Osmundaceen, Marsiliaceen. — In der Entwicklung des einzelnen Sporangiums schliessen sich die genannten Familien den eben erörterten ganz nahe an und es entfernen sich also von denselben nur die Ophioglosseen und die Marattiaceen. Bei der Entwicklung der Sporangien von *Aneimia, Lygodium,* der bis jetzt genauer untersuchten Schizaeaceen, und *Osmunda,* treten sogar die auffallenden Homologien hervor, dass hier, wie bei *Ceratopteris,* der erste Aufbau des Sporangiums durch geneigte Wände (Fig. 64) erfolgt; und wir finden auch bei den genannten Gattungen der Schizaeaceen — wiederum eine Uebereinstimmung mit *Ceratopteris* — die Sporangien nicht zu mehreren zu einem Sorus vereinigt. Bei *Lygodium* steht jedes einzelne Sporangium auf einem besonderen Nerven und giebt sich hierdurch — man vergl. den Sorus der Hymenophyllaceen — unzweifelhaft als Vertreter eines ganzen Sorus zu erkennen. Seinen Ursprung nimmt das Sporangium von einer Randzelle (Fig. 64), welche bei ihrem Hervorwölben analoge Theilungen erfährt, wie das junge Sporangium von *Ceratopteris.* Die hierbei hervortretenden schiefen Wände sind jedoch nicht nach drei Seiten geneigt, wie Russow angiebt, sondern nur nach zwei Seiten, eine Eigenthümlichkeit, welche Prantl bis jetzt bei allen aus Randzellen sich entwickelnden Sporangien gefunden hat und welche wahrscheinlich mit der Bilateralität des Blattes zusammenhängt. Bald nachdem die ersten Theilungen in der sich hervorwölbenden Sporangiumanlage erfolgt sind, erhebt sich an der

Basis derselben als Ringwall (Fig. 64) das Indusium, welches durch intercalares Wachsthum sich sehr rasch nach oben und innen vorschiebt und schliesslich das Sporangium nach aussen hin gänzlich umgiebt (Fig. 64). Auf diese

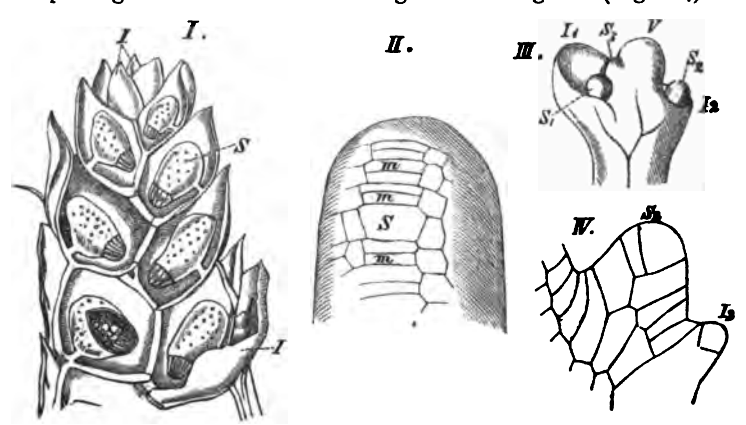


Fig. 64. (B. 88 m.)

Sporangien von *Lygodium*. — I Längsschnitt des Sporangienstandes von *L. velatum*, 20mal vergr. II—IV Anlage und Entwicklung des Sporangiums; II Seitenansicht einer Lacinienspitze, m Randzellen, S erste Anlage des Sporangiums, 150mal vergr.; III fertile Lacinienspitze von der Unterseite. V Scheitel der Blattlacinie, S_1, S_2, S_3 die acropetal aufeinander folgenden Sporangienanlagen, I_1 und I_2 die dazu gehörigen Indusien, etwa 40mal vergr.; IV optischer Durchschnitt von S_2 der Figur III, 150mal vergr. — I nach BAUER und HOOKER (genera filicum); II — IV nach Handzeichnungen PRANTL's.

Weise wird also die Bildung der sogen. Tasche eingeleitet; dieselbe entspricht daher einem ganzen Sorus von *Trichomanes* (man vergl. pag. 322), in welchem das Receptaculum durch ein einziges terminales Sporangium ersetzt ist. Es ist dies ein monangischer Sorus mit Indusium. Die ganze Art und Weise der Entwicklung des letzteren (Fig. 64, IV) erinnert aber so sehr an die Integumente der Samenknospen (Makrosporangien der Phanerogamen), dass PRANTL mit gutem Recht die Bildung des Indusiums von *Lygodium* als den ersten Anfang der Integumentbildung um die Samenknospe auffasst, und das um so mehr, als auch das Velum von *Isoëtes* (man vergl. pag. 308) ein Analogon hierzu repräsentirt.

Bei den übrigen Gattungen der Schizaeaceen fehlt jedoch das Indusium, die Sori sind (ausgenommen bei *Mohria*) monangische ohne Indusium, und stimmen also in dieser Beziehung mit *Ceratopteris* überein, welches den Uebergang von der typischen Farnreihe zu den in Rede stehenden Gattungen herstellt. Auch die Aehnlichkeit in der Gestalt des Cotyledo von *Ceratopteris* einerseits und des von *Aneimia* andererseits ist bei dieser Betrachtung der Verwandtschaftsverhältnisse jedenfalls nicht gänzlich unberücksichtigt zu lassen. Die reifen, sich durch einen Längsriss öffnenden Sporangien der Schizaeaceen haben eine untereinander ziemlich übereinstimmende Gestalt (Fig. 64, I), sie sind stets annähernd eiförmig und ihr Scheitel wird von dem Ringe ganz und gar eingenommen. Bei *Lygodium*, welches deutlich gestielte Sporangien besitzt, wird der Scheitel, und somit auch der Ring im Laufe der Entwicklung etwas basiskop gewendet; bei den anderen Gattungen dagegen unterbleibt die Entwicklung eines Stieles und die Sporangien erscheinen dem Blatte ganz direkt inserirt; sie bleiben daher auch aufrecht.

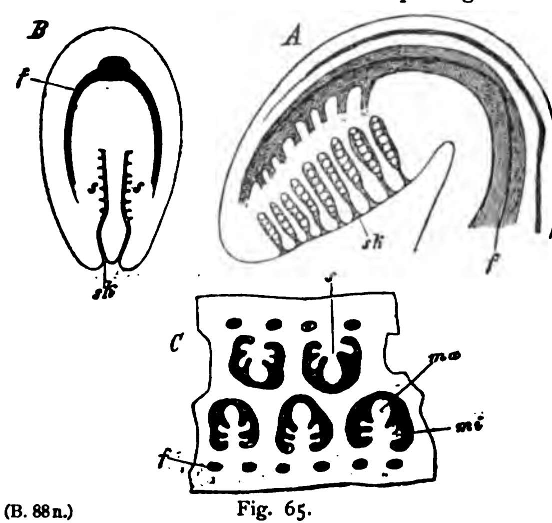
Die Reihenfolge, in welcher die Sporangien am fertilen Blatttheile zur Anlage gelangen, ist hier wie bei allen monangischen Soris eine acropetale. Auch *Ceratopteris* und *Schizaea* machen hiervon keine Ausnahme, und wenn PRANTL bezüglich der letzteren Gattung das Gegentheil ausgesprochen hat (a. a. O.), so bin ich von demselben brieflich bevollmächtigt worden, diesen augenscheinlichen Irrthum an dieser Stelle zu berichtigen.

Bei den Osmundaceen weicht die Entwicklung des einzelnen Sporangiums von der der bereits erörterten Gruppen nur in der geringen Ausbildung des auf wenige Zellen reducirten Ringes ab, dessen Anlage nach PRANTL ohne entwicklungsgeschichtliche Regel erfolgt und nur mit der Form und Stellung des Sporangiums zusammenhängt. In ihrer Anordnung am fertilen Blatttheile unterscheiden sich jedoch die Osmundaceen dadurch wesentlich von den Schizaeaceen, dass bei ihnen die Sporangien zu mehreren, also zu einem polyangischen Sorus vereinigt sind; hierzu bildet indessen die Schizaeaceengattung *Mohria* einen Uebergang, deren Sorus nicht immer monangisch ist, sondern häufig oligangisch wird, und somit bereits eine gewisse Tendenz zur Polyangie verräth. Dadurch aber, dass bei der Gattung *Mohria* der Sorus etwas vom Rande gegen die Unterseite hereinrückt, tritt die Gattung noch deutlicher als Bindeglied zu den Osmundaceen hervor, da bei der Osmundaceengattung *Todea* der Sorus ebenfalls ausschliesslich auf der Blattunterseite steht, auf der er den ganzen Längsverlauf des fertilen Nerven ocupirt. Die Sori von *Osmunda* dagegen nehmen in ähnlicher Weise wie bei den Hymenophyllaceen das Ende gewisser fiederig angeordneter Nerven ein, unterscheiden sich aber sofort durch das fehlende Indusium. Auch bilden die fertilen Nerven von *Osmunda* in der Mehrzahl der Fälle kein Mesophyll, wie bei den Hymenophyllacéen, da sie von Anfang an schon die Sorusbildung einleiten, ohne als Vegetationspunkte zu fungiren; nur an jugendlichen Pflanzen oder an der Grenze zwischen dem fertilen und sterilen Theile älterer Wedel findet man am fertilen Nerven nicht selten die Ausbildung von Mesophyll (PRANTL, a. a. O.).

Die Gleicheniaceen dagegen, deren Sorus ebenfalls von keinem Indusium umgeben wird, aber der Unterseite des fertilen Blattes inserirt ist, schliessen sich dadurch zwar näher an *Todea* an, entfernen sich jedoch andererseits von derselben wieder, da bei ihnen der Sorus nicht den ganzen Längsverlauf des fertilen Nerven, sondern nur eine rundliche Stelle anf dem Rücken desselben einnimmt. Hierbei tritt bei ihnen eine meist ziemlich deutliche sternförmige Gruppirung der einzelnen Sporangien hervor, welche den Ring nur auf der der Blattfläche anliegenden Seite tragen und auf der freien Aussenfläche der Länge nach aufspringen. Ueber die hieraus sich ergebenden Beziehungen, welche PRANTL zu den fossilen Gattungen *Hawlea* und *Laccopteris* fand, bemerkt derselbe, dass letztere Gattung auch in Bezug auf die Architectur des Blattes geradezu als Vorläufer der Gleichenien gelten kann; die gefiederten Blatttheile sind hiernach dichotomisch angeordnet, während sie heute entschieden fiedrig gruppirt sind, mit der Besonderheit, dass die Hauptspindel sich unter bedeutender Streckung erst nach den Seitenspindeln entwickelt. Man vergl. pag. 269 (unten), wo man leider durch ein mir unerklärliches Versehen bei der Correctur *Lycopodium* statt »*Lygodium*« gedruckt findet; im Manuscript war die betreffende Stelle richtig angegeben.

Die reifen Sporenfrüchte der Marsiliaceen, über deren Bau bereits pag. 188 ff. und pag. 200 ff. das Nähere auseinandergesetzt ist, entspringen oft in grösserer Anzahl am Grunde des Blattstieles und sind ganz offenbar Theile des fertilen Blattes. Ihre Entwicklungsgeschichte ist trotz der sorgfältigen Untersuchungen RUSSOW's noch nicht völlig klar gelegt und namentlich bei *Pilularia* nur äusserst lückenhaft bekannt; aber auch für *Marsilia* fehlen die Beobachtungen, welche die morphologische Bedeutung sämmtlicher einzelner Theile der Sporenfrucht mit Sicherheit nachweisen. Bei den jüngsten Zuständen, welche RUSSOW (Vergl. Unters.) untersucht hat, fand er auf der Bauchseite 2 Längsreihen trichterartiger Einsenkungen oder Grübchen, welche der Zahl der späteren Sori entsprechend wie diese in acropetaler Folge auftreten. Vom Grunde dieser Einsenkungen bildet sich darauf durch Auseinanderweichen der Zellen ein in das Innere der Blattsubstanz hineinreichender Kanal, der von RUSSOW als Soruskanal (Fig. 65) bezeichnet worden ist. Gleichzeitig hiermit scheint das Spitzenwachsthum des fertilen Blattes aufzuhören, der Stiel beginnt sich zu strecken und von dem dorsalen Blattnerven gehen procambiale Verzweigungen in der Richtung nach den Kanälen hinaus. Auf der der Mediane des Blattes abgewendeten Seite (Fig. 65, B) wölbt sich aber in jedem Kanal eine Reihe von 6—8 Zellen papillenartig hervor, welche zunächst

den Theilungsmodus tetraëdrischer Scheitelzellen erhalten; nach der Abtrennung einer Anzahl von Segmenten tritt jedoch in jeder Scheitelzelle eine zur gewölbten Scheitelfläche parallele Theilungswand auf, durch welche — in ganz übereinstimmender Weise wie bei der Sporangiumentwicklung von *Ceratopteris* — das hypodermale Archesporium eines Makrosporangiums gebildet wird, während die Mikrosporangien (Fig. 65, C) aus den basalen Segmenten hervorgehen. Auch im letzteren Falle erfolgt beim Hervorwölben der jungen Sporangiumanlage der Aufbau derselben vermittelst schiefer Wände — wie bei *Ceratopteris* —, und es nehmen auch bei der weiteren Ausbildung bis zur Entwicklung der 4 × 16 jungen Sporenzellen beide Sporangien, Mikro- und Makrosporangien den gleichen und mit dem des typischen Filicineensporangiums übereinstimmenden Gang. Wie bei den übrigen heterosporen Gefässkryptogamen werden auch hier in den Mikrosporangien sämmtliche 16 Tetraden zu 4 × 16 Mikrosporen, in den Makrosporangien dagegen gelangt — wie bei den Salviniaceen — nur je eine



(B. 88 n.) Fig. 65.

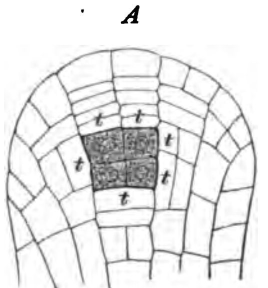
Junge Frucht von *Marsilia elata*, nach RUSSOW. — A medianer Längsschnitt; B Querschnitt eines jüngeren Stadiums als bei A, den auf der Figur anscheinend zungenförmigen Gewebekörper, welcher die zu beiden Seiten der Blattmediane angelegten Soruskanäle trennt, sehr deutlich darstellend; C Theil eines Längsschnittes senkrecht auf A, in gleichem Entwicklungsstadium, wie A. — f die Gefässbündel. s die Sori, sk die Soruskanäle, ma Makrosporangien, mi Mikrosporangien A 30, B 50, C 40mal vergrössert.

Makrospore zur Ausbildung. Anfangs hat es allerdings den Anschein, als würden sich 16 Makrosporen bilden, da in allen 16 Tetraden je eine der jungen Sporenzellen stärker als die anderen wächst; alsbald jedoch gehen sämmtliche Tetraden bis auf eine zu Grunde und die schon vorher bevorzugte junge Sporenzelle der letzteren wächst nun allein zur Makrospore heran, während die drei Schwesterzellen allmählich verkümmern und oft noch längere Zeit der jungen Makrospore anhängen. Aus dem Material, welches die abortirten Schwesterzellen und die inzwischen desorganisirten Tapetenzellen liefern, baut sich auch hier das Episporium auf, welches im fertigen Zustande aus drei Schichten zusammengesetzt ist. Bei *Pilularia* umgiebt sich hierbei nach SACHS (Lehrb., pag. 450) die Spore zunächst mit einer Schleimhülle, welche über dem Scheitel zu einer ansehnlichen, bei der Reife aber zusammenschrumpfenden Papille sich ausbildet. Auf diese Schleimschicht lagern sich successive zwei Schichten weicher Substanz von deutlich prismatischer Struktur (man vergl. auch Fig. 19, III), von denen die äussere weniger deutlich organisirt ist; beide Schichten aber schliessen am Scheitel der Spore nicht zusammen, sondern lassen denselben frei und bilden einen auf denselben mündenden Trichter. Dieselbe Entwicklung, wenigstens der Hauptsache nach, nimmt, wenn ich die Auseinandersetzungen RUSSOW's recht verstehe, auch das Episporium der Makrosporen von *Marsilia*.

Nach RUSSOW bilden sich also die Sori in Einsenkungen, welche der Oberreihe des

fertilen Blattes angehören und sich später verschliessen. Da jedoch RUSSOW die ersten Anlagen der fertilen Blatttheile nicht beobachtet hat, so bleibt die Frage noch offen, ob nicht vielmehr die Sporenfrucht auf zwei, zusammengeklappte Fiederblättchen (man vergl. auch bei PRANTL a. a. O.) zurückzuführen ist und die Sori, wie die aller Gefässkryptogamen, welche den Längsverlauf je eines Nerven einnehmen, auf der Unterseite des Blattes entstehen. Auch die von RUSSOW als Indusium gedeutete Umhüllung des Sorus bedarf noch näherer Untersuchung behufs der morphologischen Begriffsbestimmung. Nach den RUSSOW'schen Mittheilungen geht diese Sorushülle aus dem Gewebekörper hervor, welcher die Mediane des Blattes einnimmt und die zweireihig angeordneten Sorusanlagen in eine rechte und linke Reihe trennt (Fig. 65, B). Bei der Anlage einer solchen Hülle trennen sich zwei Zellenlagen von dem Muttergewebe ab und bilden so um den Sorus eine gesonderte Hülle, welche von RUSSOW als Indusium betrachtet wird. Für eine derartige Entwicklung des Indusiums, welche offenbar den phylogenetischen Vorfahren des Integumentes darstellt, fehlt es jedoch an jeglichem analogen Vorgange und ich verstehe daher SACHS und PRANTL recht wol, wenn sie ihre Zweifel an der Richtigkeit der RUSSOW'schen Auffassung aussprechen. In jedem Falle aber wären weitere Untersuchungen, namentlich auch über die Entwicklung der Sporenfrucht von *Pilularia* höchst erwünscht.

III. Marattiaceen und Ophioglosseen. — Bei den Marattiaceen und Ophioglosseen erfolgt die Anlage des Sporangiums an dem fertilen Blatttheile dadurch, dass eine Gruppe von Zellen sich zu einer halbkugeligen Protuberanz hervorwölbt, in welcher in ähnlicher Weise wie bei *Lycopodium* das hypodermale Archesporium erzeugt wird. Bei *Botrychium Lunaria*, über dessen Sporangiumanlage wir neuerdings durch GOEBEL (Bot. Ztg. 1880) näher unterrichtet sind, lässt sich das Archesporium auf eine einzige Zelle zurückführen. Dieselbe zeichnet sich auch hier durch ihren reichen Gehalt an feinkörnigem Plasma vor den weniger durchsichtigen, mit einem körnigen, grünlichen Inhalt erfüllten Nachbarzellen aus, übertrifft die letzteren sehr bald an Grösse und theilt sich darauf zunächst durch über's Kreuz gestellte Wände in vier Zellen (Fig. 66, A). Während durch diese Vorgänge die Bildung des sporogenen Gewebes vollzogen wird, zerfällt auch die das Archesporium ursprünglich bedeckende Epidermiszelle durch eine sie halbirende anticline Theilungswand und mehrere darauf folgende pericline Theilungen in eine Anzahl über einander liegender Zellen, deren zwei unterste Lagen später zu Tapetenzellen werden (66, A); die übrigen Tapetenzellen (t) werden von den an das Archesporium angrenzenden Zellen abgegeben. Darauf rundet sich der gesammte Gewebekörper, wahrscheinlich auch hier in ähnlicher Weise wie bei *Lycopodium*, allmählich zu einer kurzgestielten, kugeligen Kapsel ab, deren Wand aus mehreren Zellenlagen zusammengesetzt ist (Fig. 66, A) und schliesslich derb und lederartig wird. Bei der Reife öffnet sich das Sporangium durch einen über den Scheitel verlaufenden Querspalt, welcher recht-



B s sp sp g

Fig. 66. (B. 880.)
A Medianer Schnitt (quer zur Längsachse des fertilen Blattes) durch ein junges Sporangium von *Botrychium Lunaria*, Sw.; tt Tapetenzellen. etwa 300 mal vergr. Nach GOEBEL. B Längsschnitt des fertilen Blatttheiles von *Ophioglossum vulgatum*. s die freie Spitze, sp die Sporangien, gg die Gefässbündel; etwa 10 mal vergr. Nach SACHS.

winkelig zur Längsrichtung des fertilen Blatttheiles gerichtet ist; von seiner ersten Anlage jedoch bis zu dieser Ausbildung bedarf das Sporangium des Zeitraums eines vollen Jahres.

Bezüglich der Anordnung vergleicht PRANTL die Sporangien von *Botrychium* mit denen von *Aneimia*, da dieselben ebenfalls in acropetaler Folge am fertilen Blattheile entstehen und als monangische Sori zu betrachten sind, denen das Indusium fehlt.

Die Sporangien von *Ophioglossum*, welche in zwei einander gegenüber liegenden Reihen an dem fertilen Blatttheile angeordnet sind, entstehen wie die der Botrychien in acropetaler Reihenfolge und bilden monangische Sori. Die erste Anlage der Sporangien ist bis jetzt noch nicht beobachtet worden, dürfte sich aber schwerlich sehr abweichend von *Botrychium* erweisen. Im Laufe ihrer Entwicklung treten sie jedoch auch nicht annähernd so weit hervor, wie diejenigen von *Botrychium*, sondern erscheinen tief in das Gewebe des fertilen Blattes eingesenkt (Fig. 66, B), so dass die Sporangiumwand mehrschichtig und die äussere Begrenzung von der Epidermis des fertilen Blattes gebildet wird. Bei der Reife öffnet sich das Sporangium durch einen Querriss, dessen Stelle schon vorher durch eine Gruppe kleinerer Zellen von dem Nachbargewebe sich abhebt. In seiner ganzen Länge aber wird der fertile Blatttheil von einem Bündelcomplex durchzogen, welcher aus mehreren parallel verlaufenden und unter einander anastomosirenden Bündeln besteht und zwischen je zwei Sporangien einen Fortsatz nach aussen entsendet (Fig. 66, B).

Die Sporangien der Marattiaceen, welche stets polyangische Sori bilden, vereinigen sich je nach den einzelnen Gattungen mehr oder weniger innig in jedem Sorus mit einander. Nur bei *Angiopteris* verwachsen die einzelnen, hier gänzlich ungestielten, aber einem niedrigen Receptaculum inserirten Sporangien eines Sorus unter einander nicht, sondern bleiben frei und nehmen in zweireihiger Anordnung einen grossen Theil des Längsverlaufes der fertilen Nerven ein (Fig. 67). Bei der Reife öffnen sie sich dann durch einen Längsriss auf der Innenseite. Die Sporangien von *Marattia* dagegen, welche zwar ebenfalls zu zwei Reihen auf dem fertilen Nerven angeordnet und einem niedrigen Receptaculum inserirt sind, verschmelzen auf das Innigste mit einander, so dass die dadurch gebildeten Sori von LUERSSEN für mehrfächerige Sporangien gehalten wurden, ein Irrthum, der jedoch bei Berücksichtigung der analogen Verhältnisse von *Angiopteris* (man vergl. auch weiter unten) sofort beseitigt wird; bei der Reife klappt der Sorus in zwei Längshälften aus einander, worauf die Sporangien einer jeden Hälfte sich durch einen Längsriss auf der Innenseite öffnen, also ebenso wie die Sporangien von *Angiopteris*. Die Sporangien von *Danaea* sind ähnlich wie die von *Marattia* angeordnet, bei der Reife aber klappen sie nicht in zwei Längshälften auseinander, sondern bleiben vereinigt, während die einzelnen Sporangien sich durch je ein Loch am Scheitel öffnen. Bei *Kaulfussia* dagegen sind die Sporangien kreisförmig angeordnet, so dass der Sorus einen Kranz bildet, in dessen Mitte eine napfförmige Vertiefung erscheint. Die Dehiscenz der Sporangien erfolgt jedoch hier in gleicher Weise wie bei *Marattia*, nämlich durch einen auf der Innenseite des Sporangiums auftretenden Längsriss. Rings um den Sorus herum bildet sich ausser bei *Kaulfussia* ein Indusium, welches bei *Angiopteris* und *Marattia* allerdings nur in sehr rudimentärer Form auftritt und eine den Haarbildungen der übrigen Blatttheile ähnliche Form hat, bei *Danaea* jedoch, wie SACHS hervorhebt, eine Art langen Napfes darstellt, in welchem der lange Sorus liegt. Der gegen diese Auffassung von LUERSSEN erhobene Einwand ist bereits

durch Sachs (Lehrb., pag. 414) widerlegt worden.

Der Beginn der Sporangienanlage erfolgt nicht bei allen Marattiaceen in dem gleichen Entwicklungsstadium des Blattes. Die bemerkenswertheste Ausnahme macht *Angiopteris*, bei welcher die Sporangiumanlage erst beginnt, wenn das Blatt seine Spreite bereits zum grössten Theile aufgerollt hat. Bei *Marattia* dagegen (und wahrscheinlich auch bei *Danaea*, ob bei *Kaulfussia?*) erfolgt die Sporangiumanlage bereits zu einer Zeit, in welcher das fertile Blatt noch wenig entwickelt und vollständig eingerollt ist.

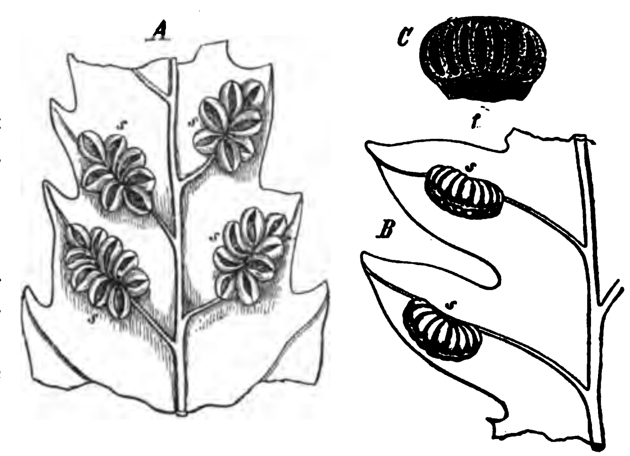


Fig. 67. (B. 88 p.)

Sporangien der Marattiaceen. — A Unterseite eines fertilen Blatttheiles von *Angiopteris caudata*, ss die Sori mit den zweireihig an dem fertilen Nerven angeordneten, bereits geöffneten Sporangien. — B einige Zähne des fertilen Blattrandes (Unterseite) von *Marattia sp.*, ss die noch geschlossenen Sori. C ein halber Sorus von *Marattia sp.* mit den durch je einen Längsriss auf der ursprünglichen Innenseite geöffneten Sporangien. Schwach vergr. Nach Sachs.

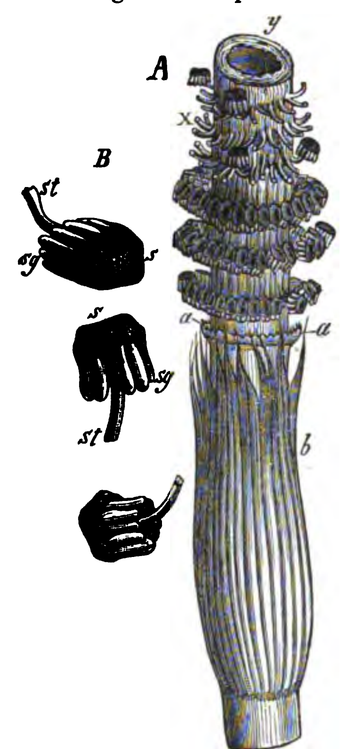
Die Anlage und erste Entwicklung des Sporangiums der Marattiaceen stimmt fast genau mit der der Botrychien überein, wie ich aus einer vorläufigen brieflichen Mittheilung Goebel's entnehme, der auch die Güte hatte, die Handzeichnung einer jungen Sporangiumanlage von *Angiopteris evecta* beizufügen. Die letztere giebt in der Hauptsache die Figur 66, A wieder und liefert den Nachweis, dass das Archesporium auch hier die hypodermale Endzelle der axilen Zellreihe ist. Die frühere, stark beanstandete Angabe Tschistiakoff's (Ann. des sc. nat. V. série, t. XIX), der im Widerspruch mit den übereinstimmenden Resultaten von Luerssen, Russow und Strasburger gefunden hatte, dass das sporogene Gewebe auf eine einzige Zelle zurückzuführen sei, gelangt somit zur besseren Würdigung.

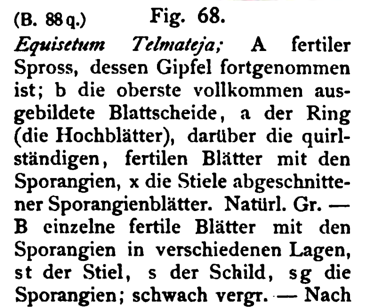
Auch die Anlage der Tapetenzellen findet in einer mit *Botrychium* wesentlich übereinstimmenden Weise statt, wie dies übrigens auch aus der Darstellung Luerssen's (Mittheil. aus d. Gesammtgeb. d. Bot. v. Schenk und Luerssen; I. und II. Bd.) hervorgeht, der im Weiteren auch ganz direkt mittheilt, dass von der äusseren Wandschicht eine innere —. nach unserer Bezeichnungsweise die Tapetenzellen — abgetrennt werde, deren Zellen jedoch nach innen zu immer dünnwandiger werden, und endlich ihren Inhalt verlieren und einschrumpfen, also den bekannten Desorganisationsprozess der Tapetenzellen durchmachen; und Luerssen fügt ausdrücklich hinzu, dass auf diese Weise der Zellenballen des sporogenen Gewebes locker und frei im Inneren des Hohlraumes des noch lange nicht reifen Sporangiums liege. Erst nach wiederholten Zweitheilungen werden die Sporenmutterzellen gebildet, deren weitere Entwicklung zu den Sporen sich von dem allgemeinen, typischen Gange nicht entfernt. Für das Verständniss der Ausbildung der Sporangiumwand mag hier noch hinzugefügt werden, dass in einer kleinen, den Scheitel des Sporangiums einnehmenden Zellengruppe der Prozess der Verdickung und Braunfärbung der Zellwände energischer stattfindet, als an den übrigen Wandzellen des Sporangiums; auch stellen die letzteren die

Verdickung ihrer Membran eher ein, während die am Scheitel gelegenen noch damit fortfahren und sich dadurch nur noch schärfer von den übrigen abgrenzen. Die auf diese Weise markirte Zellgruppe ist als Annulus (Ring) aufzufassen, der für die auf der Innenseite des Sporangiums erfolgende Dehiscenz die Bedeutung hat, dass er die obere Grenze des dabei auftretenden Längsspaltes bestimmt (man vergl. hierfür auch bei STRASBURGER, Jenaische Zeitschr. f. Naturw., VIII.).

3. Equisetinae.

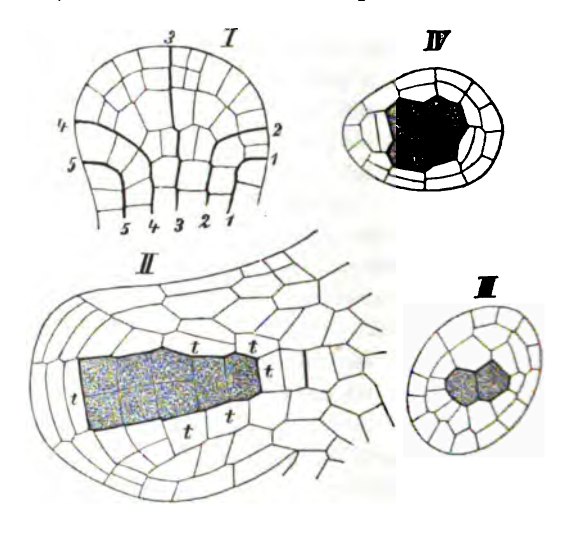
Die Sporangien der Equiseten nehmen ihren Ursprung von der Unterseite schildartig metamorphosirter Blätter, welche an den fertilen Sprossenden zur An-





(B. 88 q.) Fig. 68.

Equisetum Telmateja; A fertiler Spross, dessen Gipfel fortgenommen ist; b die oberste vollkommen ausgebildete Blattscheide, a der Ring (die Hochblätter), darüber die quirlständigen, fertilen Blätter mit den Sporangien, x die Stiele abgeschnittener Sporangienblätter. Natürl. Gr. — B einzelne fertile Blätter mit den Sporangien in verschiedenen Lagen, st der Stiel, s der Schild, sg die Sporangien; schwach vergr. — Nach SACHS.



(B. 88 r). Fig. 69.

Sporangiumentwicklung von *Equisetum limosum*. — I axiler Längsschnitt der jungen Anlage eines fertilen Blattes, dessen Entstehung aus ursprünglich sechs Zellen durch die Zahlen 1 bis 5 angedeutet ist. II Längsschnitt eines jungen Sporangiums, tt die Tapetenzellen, das dunkler gehaltene sporogene Gewebe umgebend; III, IV Querschnitte junger Sporangien; ungef. 300 mal vergr. — Nach GOEBEL.

lage und Entwicklung gelangen (man vergl. pag. 285). Diese Anlage führt durchweg zu einem ährenartigen Sporangienstande, welcher aus dicht zusammengedrängten Quirlen der fertilen Blätter besteht. Dieselben erhalten im Laufe der Entwicklung (man vergl. weiter unten) die Form eines — in Folge gegenseitigen Druckes — polygonalen, von einem einzigen Fusse getragenen Tischchens, von dessen Platte die einzelnen Sporangien sackartig herabhängen (Fig. 68). Der Uebergang der unteren sterilen Blätter eines fertilen Sprosses zu den gipfelständigen, sporangientragenden wird in der Regel durch den sogen. Ring (Fig. 68, a) vermittelt, welcher einen unvollkommen ausgebildeten Blattquirl darstellt und wie SACHS zuerst hervorgehoben hat, ein den Hochblättern der Phanero-

gamen vergleichbares Gebilde ist. Die Anlage der fertilen Blätter stimmt mit der der sterilen völlig überein, indem sie auch hier dadurch erfolgt, dass eine Gruppe von Oberflächenzellen sich hervorwölbt (pag. 288), sehr bald jedoch tritt nach GOEBEL (a. a. O.) eine wesentliche Verschiedenheit von den sterilen Blättern darin hervor, dass hier die mittleren zwei Zellreihen am stärksten wachsen (Fig. 69, I); die Wände 2 und 4 sind daher so zurückgebogen worden, dass sie der Wand 3 ihre Convexitäten zukehren, während zwischen ihnen neue Anti- und Periclinen eingeschaltet sind. Mit der weiteren Fortsetzung des auf diese Weise eingeleiteten Wachsthums wölbt sich auf der unteren Seite des hierbei entstehenden Sporangiumträgers eine Gruppe von Zellen hervor, von denen, wie bei *Botrychium*, die axile Zellreihe stärker wächst, als die sie umgebenden peripherischen. Auch hier ist es die hypodermale Endzelle dieser Reihe, welche das Archesporium darstellt; aus ihm aber geht das sporogene Gewebe hervor, ganz wie bei den Botrychien, Lycopodien u. s. w. Wie bei den genannten Gattungen theilen sich nun die Wandzellen und führen die Bildung der Tapetenzellen herbei, welche jedoch bei *Equisetum* weniger deutlich hervortreten; sie werden vielmehr nach GOEBEL (a. a. O.) nebst den inneren Wandzellen schon früh von dem sporogenen Gewebe verdrängt und erscheinen sehr bald nur als stark lichtbrechende Streifen an der Peripherie des sporogenen Gewebes. Die weitere Entwicklung des letzteren bis zur Bildung der Sporenmutterzellen unterscheidet sich durch nichts von der der übrigen Gefässkryptogamen; über die Ausbildung der Sporenmutterzellen zu den Sporenzellen wolle man jedoch pag. 153 und 154 vergleichen. Die Sporangiumwand ist im reifen Zustande stets nur einschichtig und erfährt auf der von dem Stiele abgewendeten Seite spiralige Verdickungen, während auf der dem Stielchen zugewendeten Seite, wo die Dehiscenz erfolgt, nach DUVAL-JOUVE (Hist. nat. des Equisetum) erst kurz vor der Reife einige wenige ringförmige Verdickungen hervortreten.

Im Verlaufe des letzten Kapitels ist mehrfach auf die Analogien mit den generativen Theilen der Phanerogamen hingewiesen worden, und es erübrigt nur, dieselben hier am Schlusse noch kurz zusammen zu fassen, um die dem heutigen Stande der Wissenschaft entsprechenden Ansichten über die Verwandtschaftsverhältnisse der Gefässkryptogamen und die Anknüpfung der Phanerogamen an dieselben wenigstens anzudeuten. Auf die nahen Beziehungen der Gymnospermen zu den Gefässkryptogamen ist auf pag. 208 hingewiesen worden; die Erörterungen des letzten Kapitels weisen aber sogar eine gewisse Zusammengehörigkeit nach, welche, wie GOEBEL (a. a. O.) hervorhebt, besonders in der Entwicklung der analogen Theile der Isoëten und Coniferen sich ausspricht. Die neueren Untersuchungen von STRASBURGER (Die Angiospermen und Gymnospermen, Jena, 1874) zeigen nun in der That auch, dass die Embryosackmutterzellen der Coniferen von einer hypodermalen Zellschicht ihren Ursprung nehmen und in völlig übereinstimmender Weise entstehen, wie das Archesporium von *Isoëtes* (man vergl. pag. 317); der sich ausbildende Embryosack übt aber auf das umgebende Gewebe einen ganz gleichen zerstörenden Einfluss aus, wie die Makrosporenmutterzelle von *Isoëtes*, welche dadurch in eine Höhlung zu liegen kommt (man vergl. pag. 318). Ganz das Nämliche findet übrigens auch bei der Entwicklung der Makrospore von *Ceratozamia* statt, da WARMING (Bidrag til Cycadeernes Naturhistorie, K. D. Vidensk. Selsk. Forhandl. 1879) mittheilt: »au centre se montre de bonne heure le sac embryonnaire sous forme d'une plus grande cellule dont les parois de détachent facilement des autres cellules.« Und in den Hauptpunkten, Anlage aus einer hypodermalen Zelle oder Zellreihe, im Laufe der weiteren Entwicklung aber destructive Wirkung auf das umgebende Gewebe stimmen auch die Embroysackmutterzellen der Angiospermen mit denen der Gymnospermen überein und wir finden als Unterschied von den Makrosporenmutterzellen der Isoëten zunächst nur die grössere Anzahl der letzteren, während bei den Gymnospermen und Angiospermen meist

nur eine Embryosackmutterzelle auftritt. Indessen hat STRASBURGER (a. a. O.) auch nachgewiesen, dass bei *Gnetum Gnemon* und *Rosa livida* mehrere Embryosackmutterzellen zur Anlage gelangen; dieselben sind jedoch nicht durch steriles Gewebe, wie durch die Trabeculae von *Isoëtes*, getrennt, und dies ist daher, wie GOEBEL ganz richtig hervorhebt, im Grunde der einzige Unterschied zwischen den Makrosporenmutterzellen von *Isoëtes* und den Embryosackmutterzellen der Phanerogamen. Die Homologie dieser beiden Zellen ist somit völlig klar gelegt und wir sind daher mit Bezug auf die phylogenetische Abstammung berechtigt, den Embryosack auch direkt als »Makrospore«, die Samenknospen aber als »Makrosporangien« zu bezeichnen. Nur die Auffassung des Integumentes als Indusium könnte möglicherweise Bedenken erregen, indessen finden wir bereits bei der Entwicklungsgeschichte des Indusiums von *Lygodium* (man vergl. Fig. 65) dieselbe Tendenz, wie bei der Integumentbildung der Samenknospen. Die Homologien erstrecken sich aber auch auf das Makrosporangium von *Isoëtes*, dessen Velum bereits auf pag. 308 als Indusium bezeichnet wurde, und etwas ganz Analoges finden wir auch bei dem Makrosporangium von *Azolla*, deren weiblicher Sorus monangisch geblieben ist und — soweit ich es übersehen kann — auch mit Bezug auf seine Entwicklungsgeschichte die Auffassung des Indusiums als ein dem Integument homologes Gebilde wol zulässt. Damit geht aber auch für das Indusium von *Salvinia* die analoge Deutung hervor, nur mit dem Unterschiede, dass hier das Indusium ein mehreren Sporangien gemeinsames ist, eine Erscheinung, welche wir bei den meisten Filicineen wiederfinden (man vergl. auch bei WARMING, Unters. u. Bem. zu den Cycadeen. K. D. Vidensk. Selsk. Forh. 1877, franz. Res. pag. 12). Die Homologien der Mikrosporangien mit den Pollensäcken sind oben bereits mehrfach hervorgehoben worden und es mag hier nur hinzugefügt werden, dass sie sich ganz besonders auch bei der Anlage der Organe leicht erkennen lassen: WARMING (a. a. O.) fand bei den Cycadeen ganz direkt die den Receptacula der Farnsori homologen Gebilde, nämlich Emergenzen, welche auf den dorsalen Theilen der Staubblätter auftreten, und von denen die Pollensäcke ihre Entstehung nehmen. Bemerkenswerth ist es endlich noch, dass nach WARMING an den Pollensäcken der Cycadeen noch eine Andeutung der Annulusbildung der Farne erhalten ist, da die am Scheitel des Pollensackes befindlichen Epidermiszellen sich verdicken und eine Art Kappe bilden.

Bei den Betrachtungen über den Ursprung der Phanerogamen wird daher zunächst an die Cycadeen anzuknüpfen sein, welche sich auch in Bezug auf die Ausgiebigkeit der Blattentwicklung den Farnen anschliessen. Die Stellung ihrer Makro- und Mikrosporangien aber ist dieselbe, wie die der Sporangien von *Osmunda*; bei *Cycas* sowol wie bei *Osmunda* ist das fertile Blatt gefiedert und an der Spitze der Fiedern (bei *Cycas* allerdings nur der untern) steht je ein Sporangium (bei *Cycas* ein Makrosporangium), welches einen ganzen Sorus repraesentirt. Die Mikrosporangien von *Cycas* dagegen bilden polyangische Sori, schliessen aber ebenfalls das Ende der Fiedern ab. Wenn somit die vegetativen und die generativen Organe der Cycadeen sich ganz direkt an die der Farne anknüpfen lassen, so finden wir andererseits bei den Lycopodineen und Coniferen eine bemerkenswerthe Uebereinstimmung in der äusseren Gliederung des Pflanzenkörpers. Bei beiden Pflanzenabtheilungen tritt die Entwicklung des Blattes erheblich hinter der des Stammes, namentlich der fossilen Lycopodinen, zurück, während die generativen Organe beider Pflanzenabtheilungen, wie oben erörtert wurde, völlig homolog sind. Die Coniferen können daher als früh — schon zur Zeit der Steinkohlenperiode — erfolgte Abzweigung von den Lycopodinen aufgefasst werden. Wenn wir aber wissen (man vergl. pag. 230), dass die Gefässkryptogamen sich genetisch auf die Moose und diese in gleicher Weise wieder auf die Algen, insbesondere die Coleochaeten zurückführen lassen, so gilt nunmehr dasselbe auch für die Gymnospermen und Angiospermen, für deren Anknüpfung an die niederen Kryptogamen die Farne das Bindeglied herstellen. Andererseits aber erfahren wir auch aus den Untersuchungen GOEPPERT's (Ueber d. fossile Flora der sil., dev. und unteren Kohlenformation; nova Acta Ak. Leopold. Car. XXVII.), dass die Klasse der Algen, resp. die Oscillarineen die Vegetation beginne und sogar noch vor den Thieren auftrete; und wir erkennen überhaupt aus den palaeontologischen Untersuchungen auf das Genaueste, dass die geologischen Befunde dieselbe Reihenfolge im Auftreten der Organismen auf unserem Planeten nachweisen, wie wir sie im Vorhergehenden an der Hand der Entwicklungsgeschichte gefunden haben.

Die Pflanzenkrankheiten.

Von
Prof. Dr. B. Frank
in Leipzig.

Einleitung.

Die Krankheiten der Pflanzen sind Gegenstand einer besonderen Wissenschaft innerhalb der Botanik, welche die Lehre von den Pflanzenkrankheiten, der Pflanzenpathologie oder Phytopathologie heisst.

Gesundheit und Krankheit bezeichnen Zustände, die ohne Grenze in einander übergehen. Im Pflanzenreiche möchte es sogar oft noch weniger als im Thierreiche sich entscheiden lassen, ob ein Individuum gesund oder krank zu nennen ist. Denn diejenige Abhängigkeit des ganzen Organismus von den einzelnen Organen und umgekehrt, wie sie im thierischen Körper besteht, finden wir bei der Pflanze nicht. Hier giebt es kein von einem Centralorgan geleitetes und den ganzen Organismus beherrschendes Nerven- und Blutgefässsystem, sondern die Lebenserscheinungen setzen sich nur aus der physiologischen Thätigkeit der einzelnen Zellen zusammen. Darum können auch bei der Pflanze einzelne Organe vom Körper getrennt werden, z. B. Zweige vom Stamm, Blätter von den Zweigen, einzelne Theile von den Blättern, ohne dass dadurch sowol das direkt verletzte Organ als auch der Gesammtorganismus in seiner Lebensfähigkeit gestört, ja oft, ohne dass dadurch die Lebenserscheinungen merklich verändert werden. Wenn daher solche einzelne Organe durch einen Krankheitsprozess zerstört werden, so braucht der allgemeine Zustand des ganzen Individuums dadurch nicht afficirt zu werden, und doch haben wir es mit einer Pflanzenkrankheit zu thun. Wir sind daher in der Phytopathologie ganz besonders und in erster Linie auf die krankhaften Beschaffenheiten und Thätigkeiten der Pflanzentheile hingewiesen und haben nach dem Individuum erst an zweiter Stelle zu fragen. Wenn wir finden wollen, ob etwas in diesem Sinne krankhaft an einer Pflanze ist, so ist das nur möglich durch Vergleichung mit den anderen Individuen derselben Species, und wir müssen dann Krankheit jede Abweichung von den normalen Zuständen der Species nennen. Denn da die Arten unter einander verschieden sind, so kann ein Zustand bei einer Pflanze abnorm, also krankhaft sein, der bei einer anderen Species normal ist, z. B. der Mangel der grünen Farbe. Nach dieser Definition gehört auch die Teratologie oder die Lehre

von den Bildungsabweichungen, die bisweilen selbständig behandelt wird, mit zur Pathologie.

Von den pathologischen Veränderungen sind nicht immer streng die Variationen der Pflanze zu scheiden, die grösstentheils zu den normalen Formen der Species gehören. Manche durch Kultur erzeugte Varietäten haben indess wirklich pathologische Merkmale, d. h. solche, mit welchen eine Unterdrückung oder Beeinträchtigung normaler Lebensprozesse verbunden ist, z. B. der Blumenkohl, die Varietäten mit panachirten Blättern, gefüllten Blüthen. Andererseits gelten uns manche durch Kultur erzeugte Varietäten ohne pathologische Merkmale so sehr als Norm, dass wir unwillkürlich geneigt sind, das Zurückschlagen auf die Zustände, welche die Species in der Wildniss zeigt, die aber auch nicht pathologisch sind, als abnorm und krankhaft zu betrachten, z. B. das Dünn-, Holzig- und Zuckerarmwerden der Möhrenwurzeln, das Steinigwerden des Kernobstes. Es kann also vorkommen, dass man eine und dieselbe Pflanze bald für krank, bald für gesund erklärt, je nachdem man sich auf den Standpunkt des Pflanzenzüchters oder des theoretischen Botanikers stellt.

Auch nach einer anderen Richtung hat der Begriff der Pflanzenkrankheit keine Grenze, nämlich in Bezug auf die verschiedenen Formen der Symbiose, von welcher der Parasitismus nur ein besonderer, aber nicht scharf abgegrenzter Fall ist. Viele Parasiten bringen zwar an den Pflanzen ausgeprägt krankhafte Effekte hervor, die meist die Zerstörung der befallenen Theile zur Folge haben. Aber es giebt auch Schmarotzer, bei denen der ergriffene Pflanzentheil nicht zerstört wird, sondern am Leben bleibt, sich sogar, wenn er dessen überhaupt fähig ist, dauernd verjüngt, aber unter abnormen Gestaltsverhältnissen und oft unter abnorm gesteigerter Produktion von Pflanzensubstanz: Parasit und Pflanzentheil sind zu einer Bildung vereinigt, in welcher beide zusammen leben können (z. B. Hexenbesen der Weisstanne, Wurzelknöllchen der Leguminosen und der Erlen, Luftwurzeln von *Laurus canariensis*, die meisten der durch Thiere verursachten Gallen). Trotzdem gehören auch diese Erscheinungen noch in die Pathologie, weil es sich hier um abnorme Bildungen an der übrigens normalen Nährpflanze handelt. Endlich giebt es sogar Fälle, wo der Parasit sich mit der ganzen Nährpflanze derart verbindet, dass beide unter eigenthümlicher Form mit einander gedeihen, Doppelwesen bilden, wie die Lichenen. Diese können nicht mehr als pathologische Objecte gelten.

Bei jeder Krankheit ist zu unterscheiden: a) das Wesen derselben, d. i. die Abweichung des Lebens vom normalen Zustande, b) die Symptome, d. i. die äusseren Zeichen, die Merkmale der Krankheit, überhaupt die wahrnehmbaren Veränderungen der Pflanze, welche mit der Krankheit verbunden sind, und c) die Krankheitsursache.

Da der sinnlichen Wahrnehmung zunächst die Symptome sich darbieten, so hat der Sprachgebrauch häufig nach diesen die Krankheiten mit Namen belegt. Aber diese Bezeichnungen sind oft ungenügend und können Irrthum veranlassen. Denn irrthümlich wäre es, aus den gleichen Symptomen auf dieselbe Ursache zu schliessen. Nicht selten sind die Symptome bei verschiedenen Krankheitsursachen gleich. Dies gilt z. B. von den Bezeichnungen Fäule, Gelbsucht, Blattfleckenkrankheit. Fäulnissprocesse können die Folge sein von Tödtung durch Verwundung oder durch ungünstige Temperaturverhältnisse oder durch Erstickung bei ungenügender Zufuhr sauerstoffhaltiger Luft oder durch Schmarotzerpilze, welche sich in dem Pflanzentheile angesiedelt hatten. Das Unterbleiben der Chlorophyllbildung, beziehentlich die vorzeitige Zerstörung des gebildeten Chlorophylls, wobei normal grüne Theile gelb aussehen, kann eintreten bei Lichtmangel, aber auch bei ungünstigen Temperaturverhältnissen, ferner bei ungenügender

Ernährung, nämlich wenn Eisen unter den Nährstoffen fehlt, desgleichen auch oft wenn die Pflanze in Folge von Dürre vorzeitig dahinsiecht, endlich ist es das hauptsächliche Symptom beim Auftreten gewisser Schmarotzerpilze und einiger parasitischer Thiere. Gebräunte, vertrocknete Blattflecken können das Zeichen verschiedenartiger pathologischer Einflüsse sein, sie rühren bald von Ernährungsanomalien, bald von Frostwirkungen, bald von Verletzungen durch kleine Thiere her und werden endlich durch eine grosse Anzahl verschiedener Schmarotzerpilze verursacht.

Die Aufgabe der Pflanzenpathologie ist eine dreifache. Sie belehrt 1. über das Wesen und die Symptome jeder Pflanzenkrankheit und stellt so die reine Pathologie dar; 2. über die Krankheitsursachen, in welcher Beziehung sie auch als Aetiologie bezeichnet wird; 3. über die Mittel zur Heilung und Verhütung der Krankheiten (Therapie und Prophylaxis). Bei der Darstellung hat die Pflanzenpathologie die Krankheiten einzeln zu besprechen und bei jeder das Pathologische, Aetiologische und die auf Therapie und Prophylaxis bezüglichen Angaben zusammen aufzuführen.

Eine wissenschaftlich geordnete Eintheilung der Pflanzenkrankheiten lässt sich nur nach den Krankheitsursachen geben. Dies würde nun aber nicht möglich sein, wenn wir nicht von der weitaus grössten Zahl der Pflanzenkrankheiten die bestimmte Ursache anzugeben vermöchten. In dieser Beziehung ist die Pathologie der Pflanzen gegen die thierische vielfach im Vortheil. Denn bei der einfacheren Organisation der Pflanze aus Zellen, deren Lebenserscheinungen nicht durch andere Organthätigkeiten complicirt werden und die alle der Beobachtung sich leicht zugänglich machen lassen, ohne hierbei ihre Beschaffenheit erheblich zu ändern, ist hier nicht bloss das Wesen der Krankheit meist klar zu erkennen, sondern wir können auch oft die Krankheit als die unmittelbare Folge der Einwirkung bestimmter äusserer Agentien nachweisen, theils durch Untersuchung der Entwicklungsstadien einer vorhandenen Krankheit, theils dadurch, dass sich dieselbe absichtlich und künstlich erzeugen lässt, wenn wir die Pflanze den fraglichen Einflüssen aussetzen.

Diese klaren Beziehungen zwischen Ursache und Folge im Bereiche der Pflanzenkrankheiten gelten nicht bloss von den meisten Einwirkungen der anorganischen Natur, sondern, was in der Thierpathologie vielfach noch ganz verschleiert ist, auch von den Contagien. Die ansteckenden Krankheiten der Pflanzen sind alle parasitärer Natur, und die Parasiten der Pflanzen sind mit wenigen Ausnahmen in ihrer Entwicklung unschwer zu verfolgen. Denn hier handelt es sich nicht um jene auf der Grenze der Beobachtung stehenden Wesen, die Bakterien, welche vorzugsweise die Parasiten des thierischen Körpers sind. Die Sporen der pflanzenbewohnenden Schmarotzerpilze, welche gewöhnlich das eigentliche Contagium bilden und die Krankheit auf andere Individuen übertragen, sind, wenn auch mikroskopische, doch meistens verhältnissmässig grosse Gebilde, die sich, wenn sie auf eine Pflanze übertragen worden sind, meist genau in ihrer Keimung, in der Art und Weise des Eindringens ihrer Keime in die Pflanze und in ihrer Weiterentwicklung in derselben verfolgen lassen. Nur eine verhältnissmässig kleine Anzahl von Pflanzenkrankheiten giebt es, deren Ursache noch nicht sicher ermittelt ist. Um die letzteren bei der Eintheilung der Krankheiten nach den Ursachen unterbringen zu können, wird es erlaubt sein, sie provisorisch an derjenigen Stelle aufzuführen, wohin sie vermuthungsweise gehören, dafern wir nur den Mangel des Beweises für die Berechtigung dieser Stellung hervorheben.

Bei der Frage nach den Krankheitsursachen interessirt es zunächst zu wissen,

ob der pflanzliche Organismus nur durch ausserhalb desselben liegende Ursachen krankhaft afficirt wird, oder ob man auch, wie es in der thierischen Pathologie in der That geschieht, Krankheitsursachen annehmen muss, welche im Organismus selbst gegeben sind. Wenn z. B. eine in schwachem Lichte oder in wasserdunstreicher Luft gezogene Pflanze den Einwirkungen der Trockenheit oder der Kälte weniger widersteht als die unter anderen Verhältnissen erwachsenen Individuen derselben Pflanzenart, so würde es ein Irrthum sein, wenn man glauben wollte, dass hier eine ursprüngliche Disposition zur Erkrankung im Organismus verborgen gelegen habe. Denn unter den Einflüssen jener Verhältnisse hat die Pflanze schon wirklich krankhafte Veränderungen erlitten, von denen wir genaue Rechenschaft geben können, und der geringere Widerstand gegen Trockenheit oder Kälte ist nur eine weitere Folge dieses pathologischen Zustandes. Aber ein anderer Umstand könnte den Gedanken erwecken, dass bei den Pflanzen in der Constitution begründete, durch keine äusseren Einflüsse verursachten Krankheiten existiren. Es sind dies gewisse Varietäten mit pathologischen oder teratologischen Merkmalen, welche sich mit diesen Merkmalen durch Samen fortpflanzen lassen. Diese Thatsache, welche also jedenfalls beweist, dass auch abnorme Eigenschaften bei Pflanzen erblich werden können, ist besonders von Godron[1]) an manchen Missbildungen constatirt worden, z. B. von *Ranunculus arvensis*, der aus gewöhnlichen stacheligen Früchten mehrere Generationen hindurch Pflanzen mit glatten Früchten ergab, von *Datura Tatula*, welche aus Samen von Pflanzen mit normal stacheligen Kapseln mehrere Jahre constant Pflanzen lieferte, denen die Stacheln an den Früchten fehlten, von *Corydalis cava*, welche 5 Generationen hindurch statt der zygomorphen Blüten actinomorphe, zweigespornte Blüten bildete. Ebenso hat man aus den Samen, welche eine *Lobelia Erinus* lieferte, die abnormer Weise 3 Cotyledonen besass, ungefähr ebensoviel Individuen wieder mit 3, als mit 2 Cotyledonen erhalten[2]). Aehnliche Beispiele der Erblichkeit von Bildungsabweichungen liessen sich auch aus den in den letzten Jahren von Hoffmann in der Botanischen Zeitung veröffentlichten Culturversuchen herauslesen. Godron hat daher im Hinblick auf diese Erscheinungen von teratologischen Racen gesprochen. Noch bemerkenswerther ist eine Racenbildung durch Vererbung wirklich pathologischer Zustände, welche, wenn sie in hohem Grade auftreten, sogar tödtlich werden können. Es ist dies die Erblichkeit der Panachirung der Blätter, einer in partieller Chlorose oder Icterus bestehenden Krankheit, die an vielen Zierpflanzen bekannt ist. Aus Morren's[3]) Versuchen geht hervor, dass sich diese Erscheinung vielfach durch Samen reproduciren lässt, also wirklich vererbbar ist, und dass man also hier von wahren pathologischen Racen reden kann. Wir werden diese Thatsachen richtig würdigen und das allgemeinere Gesetz finden, unter welches sie gehören, wenn man sie zu den Erscheinungen der Variation rechnet. Denn diese teratologischen und pathologischen Racen sind nachweislich aus der normalen Form der Species hervorgegangen und lassen sich immer von Neuem aus derselben gewinnen. Variation ist aber die in der Pflanzennatur begründete Fähigkeit, überhaupt neue Merkmale anzunehmen, ganz ohne Rücksicht auf die Qualität derselben. Es brauchen beim Variiren der Pflanzen nicht immer nur solche neue Eigenschaften aufzutreten, welche vor-

---

[1]) Des races végétales etc. Nancy 1874.

[2]) Sitzungsber. d. Gesellsch. naturforsch. Freunde zu Berlin, 16. Nov. 1869.

[3]) Hérédité de la Panachure. Bruxelles 1865.

theilhaft für die Lebensthätigkeiten der Pflanze sind. Vielmehr liegt im Begriff des Variirens ebensowol das Auftreten von Eigenschaften, die in irgend einer Beziehung den Lebenszwecken der Pflanze nicht entsprechen. Dass neu erworbene Merkmale vererbt werden können, ist ebenfalls eine bekannte Thatsache und auch hierbei ist die Qualität derselben irrelevant. Es ist also nichts Befremdendes, dass auch Merkmale von teratologischem oder pathologischem Charakter vererbbar sind. Sich selbst überlassen, werden sie natürlich bald wieder verschwinden; aber ebenso selbstverständlich ist es, dass sie, wenn der Pflanzenzüchter sie absichtlich auswählt, sich erhalten und zu wirklichen Racen ausbilden, sofern nur ihre pathologischen Merkmale von einer Art oder von einem Grade sind, dass das Leben dadurch nicht ohne weiteres gehemmt wird. Von dem Gesichtspunkt des Variirens aus würde man auch die Behauptung aussprechen können, dass Pflanzen eine Neigung oder Prädisposition zu einer Krankheit sich aneignen, mit anderen Worten, dass sie gewisse neue Eigenschaften annehmen können, mit denen sie einem krankmachenden Einfluss weniger zu widerstehen vermögen. Allein wo irgend etwas derartiges vorkommen sollte, berechtigt nichts zu der Annahme, dass in diesen neuen Eigenschaften an und für sich etwas Krankhaftes liegt. Grössere Dünne der Cuticula oder der Korkschicht, grössere Zartheit der Zellmembranen und Aehnliches könnten vielleicht parasitischen Pilzen das Eindringen und die Verbreitung in der Nährpflanze erleichtern. Pflanzen mit solchen Eigenschaften würden also dann leichter von Krankheiten, die durch jene Parasiten verursacht werden, ergriffen werden. Das häufigere Erkranken gewisser Kartoffelsorten an der Kartoffelkrankheit ist vielleicht auf diese Weise zu erklären. Pflanzen mit später oder langer Entwicklungsperiode, wo die Theile erst spät im Jahre ihre Reifebildung erreichen, können den ersten Frösten leichter erliegen, als wenn unter sonst gleichen Umständen ihre Vegetation früher abgeschlossen ist. Diese für die Praxis höchst beachtenswerthen Thatsachen weisen jedoch nur auf an sich normale Eigenschaften hin, die zahlreiche andere Pflanzen auch haben und die unter gewissen Umständen einem schädlichen Einfluss nur geeignetere Angriffspunkte bieten, sie dürfen also nicht als Beweis einer im Organismus begründeten Krankheitsanlage angesehen werden, ebensowenig wie die Thatsache, dass der Körper des Kindes gewissen äusseren Einflüssen schlechter widersteht als der Körper des Erwachsenen oder dass er für Kinderkrankheiten, gegen welche Erwachsene geschützt sind, empfänglich ist.

Noch in einigen anderen Fällen kann die nächste Ursache der Krankheit in der Pflanze selbst gesucht werden, wenngleich die entferntere Ursache immer wieder auf eine Action von aussen hinweist. Es handelt sich um diejenigen Störungen oder Schwächungen des Lebensprocesses, welche die Folgen einer zur unrechten Zeit sistirten Entwicklung oder einer unpassenden sexuellen Verbindung sind. Es ist bekannt, dass unreife Samen, selbst solche, die noch weit hinter dem ausgebildeten Zustande zurück sind und nur Bruchtheile des Gewichtes des normalen Samens betragen, dennoch keimfähig sind, aber Pflanzen liefern, die wenn sie auch schliesslich ihre vollständige Ausbildung erreichen, doch anfangs sehr kümmerlich sich entwickeln, auch wenn alle äusseren Bedingungen normaler Entwicklung gegeben sind. Und bei der Bastardirung treten an den Nachkommen oft neue Merkmale auf, von denen einige entschieden krankhafter Natur sind, wie vorzugsweise die mangelhafte Bildung oder das gänzliche Fehlschlagen der Sexualorgane, nämlich der Pollenzellen und der Samenknospen, oder die

Schwächung der Zeugungskraft, die sich in mangelhafter Ausbildung der Samen kundgiebt.

Die äusseren Krankheitsursachen der Pflanzen liegen 1. in Einflüssen der anorganischen Natur. Zu diesen gehören die Atmosphärilien, als Licht, Temperatur, Chemismus der Luft und Witterungsphänomene, und der Boden in mechanischer, chemischer und physikalischer Hinsicht; 2. in Einflüssen, welche von anderen Pflanzen, insbesondere parasitischen, herrühren; 3. in Einwirkungen seitens der Thierwelt, einschliesslich der von Menschenhand herrührenden. Durch diese drei Klassen sind offenbar alle denkbaren äusseren Einflüsse, welche Krankheiten hervorrufen können, erschöpft.

Ermittelung der Kranheitsursache. Da die Pflanze unter allen Umständen den vereinigten Einflüssen der einzelnen Agentien der anorganischen Natur ausgesetzt ist, so gilt es immer, den krankmachenden Einfluss herauszufinden, wenn uns die Ursache einer Krankheit unbekannt ist. Dazu bedarf es einer doppelten Erhebung. Wir wissen aus geeigneten physiologischen Versuchen, welche Wirkung jeder der fraglichen Factoren für sich allein, wenn er sich zu einem schädlichen Einflusse gestaltet, auf die Pflanze hervorbringt. Wir müssen daher zuerst das Wesen der vorliegenden Krankheit feststellen. Durch Vergleichung mit jenen bekannten Thatsachen lässt sich nun aber zunächst nur finden, welchen Einflüssen die Krankheit zugeschrieben werden könnte. Denn nicht immer sind die Symptome einer Krankheit derart, dass wir durch sie allein schon unzweifelhaft auf die Krankheitsursache gewiesen werden, weil sehr verschiedenartige schädliche Agentien dieselbe Wirkung an den Pflanzen hervorbringen können. Es muss daher auch eine Berücksichtigung und Untersuchung der äusseren Verhältnisse, denen die kranke Pflanze ausgesetzt ist oder war, stattfinden, um zu ermitteln, welcher der äusseren Factoren eine Veränderung erfahren hat, die schädlich auf die Pflanze wirken musste. Es ist begreiflich, dass diese Auffindung je nach der Art des störenden Einflusses bald leichter, bald schwieriger sein wird. Verhältnisse der Beleuchtung, extreme Temperaturen, grobe Verwundungen sind so offenbar, dass wo sie die Krankheitsursachen sind, die Entscheidung nicht schwer ist. Unter den mannigfaltigen chemischen und physikalischen Einwirkungen des Bodens ist es dagegen oft nicht leicht, das Uebel zu entdecken, und hier müssen uns oft die vorliegenden Krankheitssymptome selbst als Wegweiser dienen. Umsomehr sind wir auf die Physiologie und Pathologie verwiesen, um von ihnen zu erfahren, welche Wirkungen jeder einzelne Factor der Einflüsse des Bodens auf das Pflanzenleben hervorbringt. Ungleich leichter ist im Allgemeinen die Ermittlung der Krankheitsursache, wo der Einfluss eines Parasiten vorliegt. Denn das fremde pflanzliche oder thierische Wesen ist am oder im Körper der Pflanze in der Regel leicht aufzufinden. Darum ist die Aufsuchung der unbekannten Ursache einer Pflanzenkrankheit, dafern sie sich nicht aus den Umständen schon von selbst ergiebt, am besten mit der Nachforschung nach etwaigen Parasiten zu beginnen, weil man, wenn solche sich als Ursache der Krankheit herausstellen, der oft schwierigeren Aufsuchung der krankmachenden Einflüsse der anorganischen Natur überhoben ist. Aber auch der Nachweis von Parasiten als Krankheitserreger erheischt ein kritisches Vorgehen. Pflanzliche wie thierische Organismen kommen an Pflanzen in reicher Menge vor, ohne darum Parasiten zu sein und Krankheiten zu verursachen. An Pflanzentheilen, die bereits abgestorben sind, siedeln sich allerlei Fäulnissbewohner an, sowol Pilze als Thiere. Ob ein Thier oder ein Pilz saprophyt oder parasitisch ist, kann man diesen Wesen selbst nicht

ansehen. Ja es können von sehr nahe verwandten Formen die einen Saprophyten, die anderen Parasiten sein; unter den Pilzen giebt es genug derartige Beispiele, und ebenso kommen als Fäulnissbewohner in verdorbenen Pflanzentheilen Anguillulen vor, welche überaus ähnlich den echten parasitischen Aelchen sind, welche eigenthümliche Krankheiten veranlassen. Wenn man also bei einer Pflanzenkrankheit, bei welcher gewisse Theile abgestorben sind, in diesen verdorbenen Theilen Fäulniss-Organismen auffindet, so würde es ein Irrthum sein, denselben die Schuld an der Krankheit zuzuschreiben; sie haben sich in dem Pflanzentheile erst angesiedelt, nachdem er in Folge einer Krankheit abgestorben war. Um also hier sicher zu gehen, ist es immer nöthig, das Verhalten der fremden Organismen an der Pflanze genauer zu untersuchen. Nur da, wo dieselben als das Primäre sich erweisen, wo sie schon am lebendigen und noch nicht krankhaft veränderten Theile sich finden lassen, und die Krankheit ihrem Erscheinen erst nachfolgt, dürfen sie als Parasiten und als Krankheitserreger angesehen werden. Um diesen Beweis mit aller Sicherheit zu erbringen, haben wir auch das Mittel der künstlichen Infection; wir versuchen, ob der fragliche Parasit sich auf eine gesunde Pflanze übertragen lässt und dort dieselbe Krankheit hervorbringt.

Besonderer Vorsicht bedarf es bei der Ermittelung der Krankheitsursache in solchen Fällen, wo wir die Resultate combinirter Einflüsse vor uns haben. Hier sind überhaupt zwei generelle Fälle zu unterscheiden. Entweder handelt es sich um mehrere Einflüsse, deren jeder an und für sich schon dieselbe oder doch eine ähnliche Krankheit zur Folge hat und wobei also höchstens noch nach dem Maass des Antheiles beider Factoren gefragt werden kann, z. B. wenn Dürre und blattverderbende Pilze zusammen das Laub einer Pflanze krank machen. Oder es liegt nur ein einziger krankmachender Einfluss vor, aber es sind gewisse Nebenumstände gegeben, die zwar an und für sich unschädlich sind, aber jenen Einfluss in den abnormen Wirkungen, die er hervorbringt, in hohem Grade unterstützen. So zeigen sich manche Krankheiten, die durch parasitische Pilze hervorgerufen werden, gutartig, wenn trockenes Wetter herrscht, wie z. B. die Kartoffelkrankheit, die dann oft nur auf einzelne gebräunte Stellen am Laube beschränkt bleibt und gesunde Knollen aufkommen lässt, während unter Zutritt von längerer Feuchtigkeit, die der gesunden Kartoffelpflanze durchaus unschädlich ist, eine rapide Vernichtung des Laubes, eine rasche Erkrankung und faulige Zersetzung der Knollen schon im Acker herbeigeführt wird. Einen ähnlich verschiedenen Erfolg hat das Verbeissen der Holzpflanzen durch Insekten oder Wild: auf gutem Boden stehende Pflanzen erholen sich wieder durch allmähliche Kräftigung der Knospen- und Sprossbildung, während Pflanzen, die auf schlechterem Boden, z. B. auf flachgründigem Gebirgsboden stehen, der an und für sich die Vegetation nicht beeinträchtigt, nach der gleichen Verwundung oft lange fortkümmern und endlich eingehen. Man muss also in solchen Fällen die wahre Ursache von den begünstigenden Nebenumständen unterscheiden.

In der nachfolgenden Darstellung der Pflanzenpathologie richten wir uns nach der Eintheilung der Pflanzenkrankheiten nach ihren Ursachen. Unsere Wissenschaft würde also in drei Abschnitte zerfallen; der eine handelt von den Krankheiten, welche durch Einflüsse der anorganischen Natur hervorgebracht werden, der andere von denen, die im Pflanzenreiche, der dritte von denen, welche im Thierreiche ihre Ursache haben. Wo diejenigen Krankheiten, deren

Ursache noch nicht sicher ermittelt ist, vorläufig untergebracht werden sollen, davon ist oben schon die Rede gewesen. Was die Wirkungen mechanischer Einflüsse, insbesondere Verwundungen anlangt, so können diese von sehr verschiedenartigen Ursachen herrühren; von ihnen wird also auch in sehr vielen Kapiteln die Rede sein müssen. Da sie nun aber, gleichgültig, welche Veranlassung sie haben mögen, in ihrer Form und in ihren Folgen im Wesentlichen immer dieselben sind, so erscheint es passend, die Wirkungen mechanischer Einflüsse überhaupt in einem besonderen Abschnitt zusammen zu stellen, in welchem es sich vornehmlich um die Effecte und deren Pathologie, ohne besondere Rücksicht auf die Ursachen derselben handeln soll.

---

1. Abschnitt.

Wirkungen mechanischer Einflüsse.

Kapitel 1.

Von den Wirkungen des Raummangels.

Eine nothwendige Bedingung der normalen Ausbildung der Pflanzenorgane ist der für die einzelnen Theile erforderliche Raum. Wenn fremde feste Körper den wachsenden Organen ein Hinderniss bieten, welchem die Pflanze nicht auszuweichen und welches sie auch nicht zu besiegen vermag, so wird dadurch der Entwicklung an und für sich zunächst keine Grenze gesetzt; die wachsenden Organe werden entgegen ihrem natürlichen Streben in den gegebenen engeren Raum eingepresst; die Folge ist eine Gestaltsveränderung, die sich ganz nach der Form des Hindernisses richtet. Die verschiedenen Missbildungen, welche auf diese Weise entstehen, hängen davon ab, ob das Hinderniss in der Richtung des Längenwachsthumes oder des Dickewachsthumes des Organes wirkt.

Pflanzentheile, welche bei ihrem Längenwachsthum einem unüberwindlichen Hinderniss begegnen, müssen sich nothwendig krümmen und können unter Umständen mit ihren Krümmungen den vorhandenen Raum schliesslich ausfüllen, was bei der Biegsamkeit wachsender Organe meistens leicht möglich ist. Die Form dieser Krümmungen hängt von den äusseren mechanischen Verhältnissen ab. Sie strebt bei ringsum gleichmässiger seitlicher Verschiebbarkeit eine Schraubenlinie zu werden. Kommen auch seitliche Hindernisse ins Spiel, so ergeben sich unregelmässige Krümmungen, die bei grosser Raumbeengung zu den seltsamsten Verkrümmungen und Verschlingungen führen, welche oft gegenseitig in einander gedrückt erscheinen. Bei geotropischen Pflanzentheilen, wie Wurzeln und Stengeln, hat auch das fortwährende Bestreben des Organes sich senkrecht zu stellen, einen Einfluss auf diese Krümmungen, indem jeder freie Spielraum in diesem Sinne benutzt wird. Die Dunkelheit, die gewöhnlich in engen Räumen herrscht, bedingt zugleich Etiolement, also ein Bestreben zu ungewöhnlich starkem Längenwachsthum, wodurch mithin ebenfalls die Krümmungen befördert werden.

Belege für die in Rede stehenden Gestaltsveränderungen finden wir allgemein an den Würzelchen und Stengeln der Keimlinge solcher Samen und an den Stengeltrieben solcher Pflanzen, welche zwischen oder unter grösseren Gegenständen, als Steinen, Hölzern u. dergl. liegen, unter denen sie sich nicht hervorarbeiten können, besonders auch an den Wurzeln solcher Pflanzen, die in engen Töpfen stehen. Wenn sich hier eine lange kräftige Pfahlwurzel zu entwickeln sucht, krümmt sich dieselbe in vielen engen Windungen zusammen, die in Folge des späteren Dickewachsthums wol sogar theilweis mit einander verwachsen können. Die zahlreichen Seitenwurzeln dagegen kriechen an der Wand und auf dem Boden des Topfes im Kreise umher. Blätter von Knospen oder Trieben, die durch einen ihnen anliegenden fremden Körper an der freien und rechtzeitigen Entfaltung gehindert sind, können ebenfalls zu den verschiedensten Krümmungen und Zusammenfaltungen, oder wenn nur einzelne Theile am Wachsthum gehindert sind, zu unregelmässigen Formen und Verzerrungen gebracht werden, die sich in jedem Falle aus dem dem Blatte eigenthümlichen Gange des Wachsthums und aus der Art des jeweiligen Hindernisses erklären.

Wenn das Hinderniss beseitigt wird, so können solche Krümmungen nur dann wieder ganz oder theilweis ausgeglichen werden, wenn die Periode des Wachsthums an dem gekrümmten Stücke noch nicht vorüber ist; an denjenigen Theilen, die ihr Wachsthum abgeschlossen haben, bleiben die Veränderungen dauernd, und nur die weiter sich bildenden Theile werden dann in normaler Richtung entwickelt.

Hindernisse, welche in der Richtung des Dickewachsthums der Organe wirken, treten der Natur der Sache nach mehr local an denselben auf. Am meisten sind die eines unbegrenzten Dickewachsthums fähigen Stämme und Wurzeln der dicotylen Holzpflanzen solchen Einwirkungen ausgesetzt. Wenn dieselben von einem Faden, Draht oder metallenem Ring andauernd fest umschlossen sind, oder wenn sie an einer Seite gegen einen davorstehenden Zaun, ein Gitter u. dergl. andrücken, oder wenn sie vom Stamme einer holzigen Schlingpflanze spiralig fest umwunden sind, so werden in Folge des fortdauernden Dickewachsthums durch die genannten Hindernisse wirkliche Wunden hervorgebracht, indem dieselben sich in das Gewebe eindrücken, weshalb wir diese Erscheinungen in das Kapitel von den Wunden verweisen. Wenn aber Wurzeln oder Stämme von Holzpflanzen zwischen zwei Felsstücken oder anderen festen Körpern von grösserer Oberfläche wachsen, so findet keine Verwundung, sondern ein beständiger Druck statt: das Dickewachsthum wird durch das Hinderniss an gewissen Stellen gehemmt, während es an den freien Seiten fortdauert. Das Organ kann dadurch mehr oder weniger deformirt und sogar plattgedrückt werden, und der Holzkörper nimmt dann die analoge Deformität an (vergl. Fig. 1).

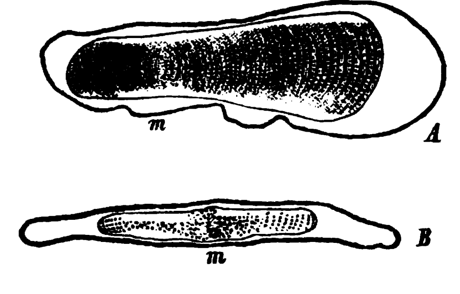


Fig. 1. (B. 89.)

Zwischen Felsspalten gewachsene und durch den Druck veränderte Eichenwurzeln im Querdurchschnitt. A eine ältere Wurzel, 2 Mal vergrössert. B eine etwas jüngere Wurzel, 3 Mal vergrössert. m die Gegend des Markes.

Dieses ist eine häufige Erscheinung an Baumwurzeln, welche in enge Felsspalten hineingewachsen sind, in diesen viele Jahre lang sich entwickelt haben und endlich einmal beim Abbrechen des Gesteins in den seltsamsten Formen zum Vorschein kommen. Ihr Holzkörper ist bisweilen fast bandförmig abgeplattet. Das Mark liegt meistens mehr oder weniger excentrisch. Nach den Seiten, wo das Gestein angrenzte, hat sich nur eine schmale Holzschicht enwickeln

können; nach den anderen Seiten hin ist der Holzkörper nach Maassgabe des Alters der Wurzel erstarkt und durch die entsprechende Anzahl unvollständiger, bogenförmiger Jahresringe gezeichnet. Bast und Rinde sind ebenfalls an den freien Seiten meist ungemein mächtig entwickelt, während ihr Dickewachsthum an den anderen Seiten auf ein Minimum beschränkt ist. Selbst Abdrücke der Unebenheiten der Steinflächen prägen sich am Wurzelkörper aus, und wo zwei Wurzeln beisammen in einer Felsspalte sich entwickeln, bringen sie aufeinander ihren Abdruck hervor. Bemerkenswerth ist die Gewebebildung des Holzkörpers an den im Dickewachsthum gehemmten Seiten. Wenn auch eine Zunahme des Holzkörpers in diesen Richtungen absolut unmöglich ist, so ist die dort liegende Cambiumschicht doch keineswegs getödtet, ja nicht einmal zu völliger Unthätigkeit gebracht. Das auffallendste Resultat dieser auf das Aeusserste beschränkten cambialen Thätigkeit ist, dass in der ganzen Ausdehnung, in welcher der Druck auf die Cambiumschicht wirkt, eine Gliederung des Holzgewebes in Jahresringe nicht stattfindet und keine weiten Gefässe, wie sie dem Frühjahrsholze eigenthümlich sind, gebildet werden. Beides findet an den keinem Druck ausgesetzten anderen beiden Seiten in normaler Weise statt (Fig. 1). Das Holzgewebe nimmt daher an den beiden unter dem Drucke stehenden Seiten eine mehr homogene Beschaffenheit an. Stärkere Vergrösserung eines Durchschnittes durch das Holz an dieser Seite lässt genauer erkennen, wie hier die cambiale Thätigkeit abgeändert wird. Die Holzzellen, welche sonst in radialen Reihen abgelagert werden, weichen hier dem Drucke aus, indem sie sich in sehr schiefer Richtung anordnen; und da sie abwechselnd zeitweise nach rechts und links ausweichen, so bilden sie oft sehr spitzwinklige zickzackförmige Reihen, welche besonders durch die Markstrahlen, die sich diesen Richtungen anschliessen, angezeigt werden. Es kommt hinzu, dass hier vorzugsweise nur engere Tracheïden und Holzparenchymzellen gebildet werden, dass diese Organe kürzer als im normalen Holze sind und gewöhnlich auch mit ihrer Längsachse aus der normalen longitudinalen Richtung in eine mehr oder minder schiefe Richtung gedrängt werden.

Auch schon leichterer Druck, wie er durch Umschlingen von Bindfaden erzeugt wird, hat nach de Vries'[1]) Versuchen an Stämmen verschiedener Holzpflanzen zur Folge, dass das Cambium an dieser Stelle weniger Zellen in jeder Radialreihe erzeugt, dass der Durchmesser der Holzzellen wie der Gefässe geringer wird, und dass auch die relative Zahl der Gefässe sich vermindert.

Aehnlich wie den Wurzeln kann man auch festen fleischigen Früchten, besonders denen der Cucurbitaceen durch Unterbindungen und Compressionen beliebige Gestalten geben. Das merkwürdigste Beispiel dieser Wirkung ist ein Gebrauch der Chinesen, welche ganz junge Kürbisfrüchte in viereckige, inwendig mit vertieften Figuren und Schriftzügen gezeichnete Flaschen stecken; die Früchte vergrössern sich, füllen die ganze Flasche aus und drücken sich in den Wänden ab; wenn sie reif sind, zerschlägt man die Flasche und nimmt die künstlich geformten Früchte heraus.

Mangel an Raum kann auch schon auf die erste Anlage von Pflanzentheilen störend einwirken, nämlich ein abnormes mehr oder weniger vollständiges **Fehlschlagen** gewisser Organe zur Folge haben.

Junge Pflanzentheile, die in grosser Anzahl dicht beisammenstehend gebildet werden, üben auf einander einen Druck aus, welcher die eben bezeichnete Folge haben kann. In der That sehen wir an reichblüthigen Inflorescenzen häufig diese oder jene Blüthe, die von ihren Nachbarn besonders stark gedrückt ist, mehr oder weniger unvollständig gebildet, indem bei ihr ein oder mehrere Blüthentheile fehlen oder rudimentär sind. Bei der Erklärung von Bildungsabweichungen der Blüthen können daher auch solche rein mechanische Einwirkungen in Betracht kommen.

---

[1]) Einfluss des Rindendruckes auf den anatomischen Bau des Holzes. Flora 1875, No. 7.

Kapitel 2.

Von den Wunden.

Veranlassung der Wunden. Unter den Wunden im weitesten Sinne verstehen wir bei den Pflanzen jede Trennung von Theilen, bei welcher das organische Gefüge an irgend einer Stelle aufgehoben wird, also bei mehrzelligen Organen gewisse Gewebepartien, die mit anderen in Verbindung standen, blossgelegt werden, bei einzelligen Organen der Zusammenhang der Zellmembran irgendwo unterbrochen wird. Nun sind aber alle normalen Wunden, wie die Bruchstellen der im Herbste abfallenden Blätter der Holzpflanzen, die Narben, welche die alljährig wieder absterbenden oberirdischen Triebe an den Rhizomen zurücklassen, etc. aus der Pathologie auszuschliessen, um so mehr als solche Stellen streng genommen überhaupt nicht als Wunden zu bezeichnen sein dürften, da bekanntlich schon vor der Ablösung jener Organe an der Trennungsstelle ein neues Hautgewebe in Gestalt einer Korkschicht zum Schutze der darunterliegenden Partie gebildet wird. Als Wunden im Sinne der Pathologie können nur die widernatürlichen Trennungen des Gefüges einer Pflanze gelten. Solche Wunden werden meistens durch einen zufälligen mechanischen Angriff von aussen hervorgebracht, wie durch Stich, Schnitt, Bruch, Zerreissung, Schälen, Nagen, Schlag, Quetschung, Reibung etc.; die Ursachen können sehr verschiedene sein, wie Sturm, Blitzschlag, die ungleiche Dimensionsänderung bei Frost, der Hagel, der Frass zahlreicher Thiere und auf mannigfaltige Weise die Einwirkung der Menschenhand. Wunden können aber an manchen Pflanzentheilen auch aus inneren Ursachen entstehen, durch Kräfte, welche von der Pflanze selbst erzeugt werden. Dies gilt von dem Aufspringen fleischiger parenchymatöser Pflanzentheile. Knollen und Wurzeln erleiden das am häufigsten; auch an saftreichen turgescenten Stengeln, sowie an saftigen und selbst an trockenen Früchten kann es vorkommen. Das Aufspringen ist eine Folge der Ausdehnung des wachsenden Parenchyms, welcher die Hautschichten nicht in gleichem Maasse zu folgen vermögen, also der excessiven Gewebespannung, die sich in solchem Falle zwischen beiden Geweben einstellt. Durch eindringendes Wasser wird diese Gewebespannung ausserordentlich verstärkt, weil dann das unter der Hautschicht liegende Parenchym als Schwellgewebe reichlich Wasser aufsaugt und dadurch immer turgescenter und voluminöser wird. Daher wird die einmal entstandene Wunde bei Anwesenheit von Feuchtigkeit bedeutend vergrössert, und auch jede noch so kleine aus irgend welchen Ursachen entstandene Wunde kann unter diesen Umständen zum Aufspringen der genannten Pflanzentheile führen. Es ist auch eine bekannte Erfahrung, dass besonders nach Regenwetter dieses Uebel sich einstellt; und man kann durch Culturversuche, z. B. mit Möhren in Wasser das Aufspringen der Wurzeln willkührlich hervorrufen[1]). Pflanzentheile, die unterirdisch oder nahe am Boden wachsen, haben häufig kleine Wundstellen, die vom Frass der Schnecken und anderer Thiere herrühren, und die so lange sie noch nicht durch Wundkork geheilt sind, Wasser eindringen lassen und dadurch das Aufplatzen herbeiführen können. Das Aufspringen reifer saftiger Früchte bei andauerndem Regenwetter hat Boussingault[2]) auch als Folge des

---

[1]) Vergl. Hallier, Phytopathologie, pag. 87.

[2]) Annales des sc. nat. 5. sér. T. XVIII.

Eindringens von Wasser nachgewiesen, indem er fand, dass während Blätter im Regen keine Gewichtszunahme zeigen, reife zuckerhaltige Früchte, die in Wasser untergetaucht werden, an Gewicht zunehmen, während sie zugleich Zucker an das umgebende Wasser abgeben.

Die in Rede stehende Erscheinung ist allbekannt am Kohlrabi, an Möhren, Petersilien-, Selleriewurzeln, kommt auch bisweilen an den Kartoffeln, sowie an manchen saftigen Früchten vor, z. B. an Kirschen und Pflaumen. Auch üppiggewachsene, besonders verbänderte Blüthenschäfte von *Taraxacum officinale* sind bisweilen nach Regenwetter von selbst so zersprungen, dass sie fast zusammengeknickt sind. An einem ziemlich reifen Maiskolben fand ich zahlreiche Körner von selbst aufgesprungen und zwar in allen Stadien der Wundbildung. Das erste Stadium war ein feiner Riss in der äusseren Schicht des Pericarps, welches durch die rasche Vergrösserung des Kornes, der es nicht folgen konnte, gesprengt worden war. Der höchste Grad bestand in einer weitklaffenden und bis tief in's Endosperm dringenden Wunde, durch welche das Korn ganz gesprengt und verdorben wurde, indem saprophyte Pilze, wie *Pleospora*-Mycelium sich ansiedelten. An den genannten Wurzeln und Knollen heilen die aufgesprungenen Stellen oft durch Bildung von Wundkork (s. unten). Sind die Theile noch in der Periode des Wachsthums, so können die aufgesprungenen Stellen, wenn sie sich mit Kork bedeckt haben, eigenthümlich auswachsen, wodurch das Ganze eine sonderbare Form annimmt. Kartoffelknollen, die in der Gegend von Leipzig geerntet worden waren, und die mir durch SCHENK gütigst mitgetheilt wurden, waren um eine ursprünglich aufgesprungene Stelle kronenförmig in mehrere grosse Zapfen ausgewachsen; alles war von Korkschicht überzogen. Es muss also ein ungefähr sternförmiges Aufreissen stattgefunden haben, und die Wundlappen müssen endlich durch das Wachsthum, welches in ihnen noch fortgedauert hat, zu solchen Zapfen geworden sein. Auch zeigte sich noch solch sternförmiges Aufspringen an der Schale in Anfängen.

A. Die unmittelbaren Folgen der Verwundung für das Leben überhaupt.

Es ist selbstverständlich, dass Verwundungen einen nachtheiligen Einfluss auf das Befinden der Pflanze dann ausüben müssen, wenn durch dieselben solche Organe verloren gehen, welche für den ganzen Organismus eine wichtige Function haben, und dass Wunden tödtlich werden müssen, wenn der Pflanze dadurch unentbehrliche Organe geraubt werden, die sie nicht oder nicht rechtzeitig wieder ersetzen kann. Die Folgen richten sich sowol nach den Organen, welche verloren worden sind, als auch nach specifischen Eigenthümlichkeiten der Pflanzen.

Bevor wir uns an diese Fragen wenden, möchte noch die Thatsache Erwähnung verdienen, dass durch den Verwundungsakt selbst sofort von den direkt verletzten Zellen aus auf entfernter liegende, nicht verwundete Zellen eine wiewol nur mikroskopisch wahrnehmbare Veränderung ausgeübt werden kann, welche sich auf das Zellenleben allein bezieht. Es ist das die Veränderung der normalen Lage der Chlorophyllkörner und des Protoplasma[1]) in manchen grünen Pflanzentheilen, welche bisweilen schon wenige Minuten nach der Verwundung eintritt und die sich ebenso bei gewissen anderen ungünstigen Einwirkungen, als Dunkelheit, ungewöhnliche Temperaturen etc. einstellt.

Im normalen Zustande, bei Beleuchtung und günstiger Temperatur liegen bei vielen Pflanzen die Chlorophyllkörner in einer Schicht vorzugsweise unter denjenigen Stellen der Zellwand, welche nicht mit Nachbarzellen in Berührung stehen, also bei den Moosblättern an beiden Aussenwänden der Zellen, bei den Wasserpflanzen an der Aussenwand der Epidermiszelle, beziehentlich auch an deren Hinterwand, wenn sie an einen Intercellularraum angrenzt, im Meso-

[1]) Vergl. FRANK, Ueber Veränderung der Lage der Chlorophyllkörner etc. in Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. VIII. pag. 220—250.

phyll der Landpflanzen besonders an den an die Intercellulargänge angrenzenden Stellen der Membran. Dieses Lagenverhältniss, welches ich als Epistrophe bezeichnete, wird in Folge gewisser Einwirkungen, als andauernder Dunkelheit, ungünstiger Temperatur und eben auch in Folge von Verwundung, in ein anderes, als Apostrophe bezeichnetes übergeführt. Die Chlorophyllkörner verlassen mehr oder weniger vollständig die freien Zellwände und rücken an die mit benachbarten Zellen zusammenhängenden Seitenwände, seltener gruppiren sie sich sämmtlich zu einem an irgend einer Stelle im Zellraum liegenden Klumpen, wobei nicht selten lebhafte Protoplasmaströmungen sich einstellen. Diese Veränderungen vollziehen sich an sämmtlichen Zellen abgeschnittener Blätter von Laub- und Lebermoosen, Stücken von Farnprothallien, abgeschnittenen Blättern von *Elodea canadensis*, abgeschnittenen Stücken der Wasserblätter von *Sagittaria sagittaefolia* und *Vallisneria*, sowie von Crassulaceen und anderen Landpflanzen. Sie sind keineswegs das Symptom des Todes, sondern müssen als Uebertragung eines durch die Verwundung hervorgebrachten, seiner Natur nach zunächst nicht näher bekannten Reizes auf die intacten lebendigen Zellen betrachtet werden. Nur die vom Schnitte selbst getroffenen Zellen werden sofort getödtet und zeigen die bekannte Beschaffenheit todter Zellen. Die abgeschnittenen Blätter und Blattstücke, besonders der Moose und der genannten Wasserpflanzen, bleiben aber, wenn sie feucht gehalten werden, viele Tage lebendig. Auch an den stehengebliebenen verwundeten Theilen tritt die Lagenveränderung der Chlorophyllkörner ein, jedoch meist nur in der unmittelbaren Nähe der Wunde. Wird z. B. an einem Elodeasprosse die obere Hälfte eines Blattes abgeschnitten, so ist an der stehen gebliebenen Blatthälfte nach einer Stunde die Apostrophe der Chlorophyllkörner in allen hinter dem Wundrande gelegenen Zellen zu beobachten und erstreckt sich in den an der Mittelrippe gelegenen Zellen beträchtlich weiter abwärts als an den anderen Stellen. Einen Elodeaspross zerschnitt ich in Stücke, so dass an jedem ein Blattquirl sich befand; 24 Stunden darnach untersucht, zeigten die Blattzellen nahezu vollständige Apostrophe. Wenn an einem aus drei Quirlen bestehenden Sprossstücke je einem Blatte vom oberen und unteren Quirl die acropetale Hälfte abgeschnitten worden war, so trat ebenfalls an allen Blättern die Erscheinung ein.

I. Abgeschnittene Pflanzentheile.

Wenn man bei den Pflanzen nach dem Schicksale fragt, welches die Theile haben, die vom Körper abgetrennt worden sind, so muss die Thatsache hervorgehoben werden, dass im Allgemeinen die vegetabilischen Zellen in ihrer Lebensfähigkeit weit selbständiger und von einander unabhängiger sind als diejenigen des thierischen Organismus. Bei den Pflanzen hat daher auch die Abtrennung einzelner Organe vom Körper für die abgenommenen Organe weit seltener unmittelbar tödtliche Wirkung, als bei den Thieren. Es ist allgemein bekannt, das abgeschnittene Sprosse, selbst einzelne Blüten oder Blätter eine Zeit lang am Leben bleiben, zum Theil sogar sich zu entwickeln fortfahren, wenn sie in ihrem natürlichen Medium sich befinden und man dafür sorgt, dass sie Wasser aufsaugen können oder keines durch Verdunstung verlieren, und dass bei Pflanzen mit sehr geringer Verdunstung, wie bei Succulenten, selbst ohne Wasserzufuhr und in trockener Luft abgeschnittene Theile lange am Leben bleiben. Der früher oder später eintretende Mangel an Nahrung mag wol hier endlich die Ursache des Todes werden. Und wenn die Pflanze die Fähigkeit hat, leicht Wurzeln zu bilden oder sonst in ihrer Weise sich zu verjüngen, so können abgeschnittene Theile, genügende Feuchtigkeit vorausgesetzt, sogar zu neuen Pflanzenindividuen sich entwickeln. Der gewöhnlichste derartige Fall ist die Vermehrung durch Stecklinge bei Holzpflanzen, perennirenden und selbst einjährigen Kräutern. Sie beruht darauf, dass in der Nähe des unteren Endes des abgeschnittenen Zweiges, wenn derselbe in Wasser oder feuchte Erde gesteckt wird sich Adventivwurzeln bilden, die durch die Rinde hervorbrechen und dann den

Zweig so zu ernähren vermögen, dass er als selbständige Pflanze weiter wachsen kann. Auch aus Wurzelstücken lassen sich Stecklinge erziehen, besonders bei manchen Holzpflanzen und sogar bei einigen Kräutern, indem an den Wurzeltheilen Adventivknospen sich bilden, welche zu Trieben auswachsen. Sogar Blattstecklinge gewinnt man von manchen Pflanzen, indem an abgeschnittenen Blättern oder Blattstücken, die auf eine feuchte Unterlage gelegt werden, Wurzeln und Adventivknospen sich bilden, die sich zu neuen Pflänzchen entwickeln. Dieses gelingt besonders bei *Cardamine pratensis* (wo es oft spontan eintritt), bei *Begonia*, *Bryophyllum*, *Peperomia* etc.[1]), und diese Eigenschaft wird daher in der gärtnerischen Praxis zur Vermehrung dieser Pflanzen angewendet. Hierher gehört auch die Bildung von Adventivknospen in Form kleiner Zwiebeln an verwundeten Hyacinthenzwiebeln, welche MASTERS[2]) erwähnt. Dieselben bilden sich an den Schnittflächen von der Grenze der Zwiebelschalen aus, wenn man der Zwiebel entweder die Basis abschneidet und die Schnittfläche sternförmig nach oben einschneidet oder wenn man sie von unten aushöhlt. Die Veränderungen der Gewebe, die an der Schnittfläche der Stecklinge eintreten, behufs der Heilung derselben sind im Capitel von der Wundenheilung zu besprechen. Der Vorgang bei der Bildung der Adventivknospen an den Blattstecklingen ist erst in einigen Fällen untersucht. Nach REGEL[3]) entstehen bei den Blattstecklingen von Begoniaceen, nach MAGNUS[4]) an Blättern von *Hyacinthus* und nach BERGE[5]) an den Blättern von *Bryophyllum* die Adventivknospen, nicht wie sonst endogen, sondern exogen, d. h. durch Theilung der oberflächlichen Zellen des Blattgewebes, beziehentlich aus der Epidermis. Auch bei *Peperomia* sollen sie nach BEINLING[6]) insofern exogen entstehen, als sie unabhängig von den Gefässbündeln direct aus dem Grundparenchym des Blattes unmittelbar unter der Schnittfläche sich bilden und nur den Wundkork durchbrechen. Weitere hierher gehörige Erscheinungen sind die Vorkeimsprossungen an abgeschnittenen Blättern, Stengeln und Früchten von Moosen etc.

Man kann sogar eine geringe Anzahl von Zellen unbeschadet ihres Lebens aus dem Verbande des Pflanzenkörpers lösen. Abgeschnittene Stücke von Moosblättern, Blattstücke von *Elodea canadensis*, sogar kleine Schnitte aus der Epidermis der Wasserblätter von *Sagittaria sagittaefolia* bleiben in Wassser liegend wochenlang am Leben. Bei den Landpflanzen werden dagegen die aus dem Verbande getrennten Gewebstheile meistens rascher getödtet; doch bleiben z. B. Mesophyllzellen derselben unter Deckgläsern in Wasser liegend bisweilen einige Tage am Leben. Dagegen ist eine Verwundung der Zelle selbst, z. B. ein Durchschneiden derselben, für das in ihr enthaltene Protoplasma in den meisten Fällen unfehlbar und rasch tödtlich (vergl. dagegen unter »Wundenheilung« das Verhalten von *Vaucheria*).

Die abgeschnittenen Sprosse zeigen bei aller Lebensfähigkeit häufig eine bemerkenswerthe pathologische Erscheinung, nämlich ein Welken, trotzdem dass sie in Wasser stehen. Die Ursache dieser allbekannten und oft unlieb-

[1]) Vergl. die Aufzählung bei MASTERS, Vegetable Teratology, pag. 170.

[2]) l. c. pag. 172 u. 173.

[3]) Die Vermehrung der Begoniaceen aus ihren Blättern. Jenaer Zeitschr. f. Nat. 1876.

[4]) Bot. Ver. d. Prov. Brandenburg, 30. Mai 1873.

[5]) Beitr. z. Entwicklungsgeschichte von *Bryophyllum calycinum*. Zürich 1877.

[6]) Untersuch. über d. Entst. der advent. Wurzeln und Laubknospen an Blattstecklingen von *Peperomia*. Breslau 1878.

samen Erscheinung ist durch eine meist mit *Helianthus tuberosus* angestellte Untersuchung von DE VRIES[1]) genauer bekannt geworden. Darnach tritt dieselbe nur dann ein, wenn die Sprosse in der Luft durchschnitten werden, und selbst das rascheste Einstellen in Wasser nutzt dann nichts. Aber sie unterbleibt, wenn der Schnitt gleich unter Wasser gemacht wird. Auch wenn man die Verdunstung des Sprosses und somit die Wasserströmung im Stengel vermindert durch Untertauchen der Sprosse unter Wasser und sie dann an der Luft abschneidet, tritt nach 1 bis 2 Tagen Welken ein; wenn sie 1½ Stunden lang unter Wasser gewesen, welkten sie erst nach 3 Tagen; je geringer also die Wasserströmung, desto langsamer tritt das Welken ein. Es geht daraus hervor, dass die Ursache des Welkens in einer Unterbrechung der Wasserleitung während des Abschneidens in der Luft liegt, und dass diese Unterbrechung eine Verminderung der Leitungsfähigkeit des Stengels für Wasser zur Folge hat. Das wird auch dadurch bestätigt, dass solche welke Sprosse wieder frisch werden, wenn man ihnen eine Anzahl Blätter wegnimmt, und dass Sprosse, die vor dem Abschneiden eines Theiles der Blätter beraubt worden sind, gar nicht welken, weil dann eine geringere Menge Wasser erforderlich ist. Die Unterbrechung der Leitungsfähigkeit erstreckt sich nicht über den ganzen Stengel, sondern nur auf eine gewisse Strecke oberhalb der Schnittfläche. Wenn nämlich welke Sprosse 5—6 Centim. oberhalb der Schnittfläche unter Wasser durchschnitten wurden, so wurden sie wieder frisch, während dieselbe Operation in nur 1 Centim. Entfernung dies noch nicht bewirkte. Es giebt einige äusserliche Mittel, um die verminderte Leitungsfähigkeit wieder zu erhöhen und also welke Sprosse wieder frisch zu machen. SACHS[2]) fand, dass erhöhter Druck die Wasserleitung beschleunigt und auch die Leitungsfähigkeit wieder normal macht: wenn der welke Spross in den kurzen Schenkel einer zum Theil mit Wasser gefüllten U förmigen Glasröhre fest eingesetzt, und in den anderen Schenkel Quecksilber gegossen wird, so wird der Spross in kurzer Zeit wieder turgescent. Ein anderer in der Praxis seit Langem mit Erfolg angewendeter Gebrauch, bei welchem man die welken Sprosse durch Einsetzen in warmes Wasser (ungefähr 35° C.) wieder frisch macht, lehrt, dass Erwärmung des Stengels die Leitungsfähigkeit desselben bedeutend erhöht.

II. Folgen unpassender Veredelung.

Abgeschnittene Pflanzentheile können ausser durch eigene Bewurzelung auch durch Uebertragung auf ein anderes lebendiges Individuum am Leben erhalten und zur weiteren Entwicklung befähigt werden, wie es bei der Veredelung geschieht. Nun lässt sich aber zwischen vielen Pflanzen eine solche Verbindung entweder gar nicht herstellen oder wenn sie geschehen ist, hat sie für das Edelreis eine krankhafte Entwicklung und ein zeitiges Absterben zur Folge. Nur in dieser Beziehung ist die Veredelung hier zu erwähnen.

Holzige Pflanzen und fleischige Pflanzentheile (Succulenten, Kartoffelknollen etc.) sind bekanntlich am meisten zur Veredelung geeignet.

Im Allgemeinen darf die Möglichkeit der Veredelung als auf die Dicotyledonen beschränkt gelten. Nach DECANDOLLE[3]) hat man zwar *Dracaena ferrea* auf *Dracaena terminalis* gepfropft, aber im zweiten Jahre vertrocknete sie und ging zu Grunde.

---

[1]) Arbeiten des bot. Inst. zu Würzburg. 3. Heft, pag. 287.

[2]) Lehrb. d. Botanik. 2. Aufl. pag. 575.

[3]) Physiologie végétale. II. pag. 758.

Am besten schlägt die Operation an zwischen Pflanzen derselben Species, doch lässt sich in vielen Fällen die Veredelung mit Erfolg auch zwischen zwei verschiedenen Species vornehmen. Dies ist aber immer, soweit glaubwürdige Angaben und exacte Wiederholungsversuche gegentheiliger Angaben gelehrt haben', nur innerhalb einer und derselben natürlichen Familie möglich; auch lassen sich nicht alle Arten einer Familie aufeinander pfropfen; es ist dazu eine gewisse nähere Verwandtschaft in anatomischer und physiologischer Beziehung erforderlich.

Zwischen verschiedenen Species einer Familie gelingt zwar die Veredelung oft anfänglich, die Pfropfreiser wachsen zwar an, aber sie wachsen oft nicht weiter oder entwickeln sich in den nächstfolgenden 3 bis 4 Jahren kümmerlich um dann abzusterben, oder tragen wol auch im ersten Jahre nach der Operation Früchte, gehen darnach aber zu Grunde. Dies gilt z. B. von den Impfungen verschiedener Oleaceen auf einander, nämlich von Flieder auf Esche, von *Chionanthus* auf Esche und Flieder, von Flieder auf *Phyllirea*, von Oelbaum auf Esche, und von Oelbaum auf Hartriegel[1]). In den meisten Fällen beobachtet man dasselbe beim Veredeln von Birnen auf Aepfeln und umgekehrt; doch sind auch ausnahmsweise Beispiele dauernd gelungener Veredelung von Birnen auf Aepfel bekannt[2]). Ebenso haben Pfropfungen von Süsskirschen auf Sauerkirschen, von Kirschen auf Pflaumen in der Regel keinen dauernden Erfolg. Einen gewissen Einfluss auf die erfolgreiche Vereinigung zwischen Edelreis und Unterlage übt manchmal die Art der Veredelung aus. So sollen verschieden Birnenvarietäten auf Quitte nicht anschlagen oder bald zu Grunde gehen, wenn sie oculirt werden, hingegen sich sehr gut entwickeln und grosse Fruchtbarkeit zeigen, wenn man in den Spalt pfropft und als Edelreis eine Zweigspitze benutzt; ebenso sollen auf *Ligustrum ovalifolium* zahlreiche Arten und Varietäten von *Syringa* gut anschlagen bei Pfropfen in den Spalt, bei Oculation aber soll es nur mit *Syringa Josikea* gelungen sein[3]).

III. Verstümmelung der Samen.

Verletzungen der Samen können schädliche Folgen für die Keimung und die weitere Entwicklung der Keimpflanzen haben. Durch Bruch, sowie durch die Verletzungen, die gewisse Thiere, besonders Samenkäfer (Bruchus-Arten) an den Samen hervorbringen, wird erfahrungsgemäss die Keimfähigkeit der Samen beeinträchtigt. Eine genauere Kenntniss der verschiedenen Folgen, die aus der Verwundung oder dem Verlust bestimmter Organe der Samen und der Embryonen resultiren, ist gewonnen worden, indem man die verschiedenartigen Organe künstlich weggeschnitten und den Erfolg beobachtet hat.

Verlust der Reservenährstoffbehälter. Wenn man den Embryonen die Behälter der Reservenährstoffe (die Cotyledonen bei eiweisslosen Samen, das Endosperm bei eiweisshaltigen) wegschneidet, so wird dadurch zwar die Keimfähigkeit nicht alterirt, aber die daraus sich entwickelnden Pflanzen sind Zwerge. Die Abnahme der Grösse und des Gewichtes der producirten Pflanze richtet sich nach dem Verhältniss des verlorenen Nährmaterials; die Pflanze kann unter Verzwergung bis zur Bildung reifer Früchte gelangen oder auch schon vorzeitig zu Grunde gehen.

---

1) Vergl. DECANDOLLE, l. c. pag. 791.

2) Vergl. besonders STOLL in Wiener Obst- und Gartenzeitung 1876. pag. 10.

3) Nach CARRIÈRRE in Revue hortic. 1876. II. pag. 208.

Bonnet[1]) hat zuerst solche Versuche mit Bohnen und Buchweizen angestellt. Eingequellten Bohnen wurden beide Cotyledonen weggeschnitten, der Rumpf des Keimes dann so in die Erde gesteckt, dass die Plumula hervorragte. Die Pflanzen entwickelten sich trotzdem, aber in ausserordentlicher Kleinheit; als sie zu blühen begannen, waren sie nur 5,4 Centim. hoch (gleichalterige unverletzte 49 Centim.), ihre grössten Blättchen waren nur 3,5 Centim. lang und 1,5 Centim. breit; die Blüthen waren verhältnismässig klein und in geringer Anzahl. Wenn die Operation an den Bohnen erst ausgeführt wurde, sobald sie aufgegangen waren, war die Reduction in der Grösse etwas minder bedeutend: die ersten Blätter waren nur 5,4 Centim. lang, aber auch während des ganzen Wachsthums blieb ein Unterschied merklich, es kamen weniger Blüthen, weniger und kleinere Früchte zur Entwicklung. Viel stärker war der Einfluss des Abschneidens der Cotyledonen an den Buchweizenpflänzchen; die meisten starben, und die davon gekommenen blieben elend. Dieselben waren nach drei Wochen nur 2,7 Centim. hoch (gegen 16 Centim. der gleichalterigen unverwundeten) und hatten 1 Centim. lange und 0,6 Centim. breite Blätter. Zuletzt hatten sie 13,5 Centim. Höhe erreicht, waren ohne Zweige, und die sehr kleinen und wenigen Blüthen hatten keinen Samen gebracht, während die gleichalterigen unversehrten Pflanzen 78,5 Centim. hoch waren und Zweige, Blüthen und Körner in Menge hatten. Solche Versuche sind noch weiter fortgesetzt worden von Sachs[2]), Gris[3]), van Tieghem[4]) und zuletzt von Blociszewski[5]). Der Letztere hat besonders die angedeutete Abhängigkeit der erreichbaren Grösse von den in den Cotyledonen und im Endosperm aufgespeicherten Reservestoffe anschaulich gemacht. Er trennte von Roggen, Hafer, Mais, Erbsen, Lupinen, Klee und Oelrettig, bald nur einen ganzen Cotyledon, bald zwei Hälften querdurchschnittener Cotyledonen, bald die Hälfte oder ein Viertheil des Endosperms und fand, dass die daraus hervorgegangenen Pflanzen in ihrem Gewichte die Mitte hielten zwischen den aus ganzen Samen erhaltenen und denen, welche der Reservestoffbehälter total beraubt worden waren.[6])

Verlust der Theile des Embryo. Die Resultate, welche van Tieghem (l. c.) über die Abhängigkeit der einzelnen Organe des Embryo von einander gewonnen hat, waren bei eiweisslosen Samen *(Helianthus annuus)* wie bei eiweisshaltigen (Mais, *Mirabilis)* ein und dieselben: wenn Achsenorgane, Wurzel und Cotyledonen von einander getrennt und normalen Keimungsbedingungen ausgesetzt werden, so wächst jeder Theil und vergrössert sich als ob er mit den andern zusammenhinge, aber nach kurzer Zeit gehen sie zu Grunde, das Stengelchen erst nachdem es neue Nebenwurzeln gebildet hat. Die Cotyledonen ergrünen, bekommen an der Schnittfläche Nebenwurzeln, endlich eine Knospe, die zu einem Pflänzchen auswächst; selbst Stücke halbirter oder geviertheilter Cotyledonen liefern neue Pflänzchen. Dagegen erhielt Blociszeswki an abgeschnittenen Cotyledonen von Erbsen und Lupinen zwar Wurzeln, aber nie vollständige Pflänzchen.

Ersatz des Endosperms durch ein künstliches. Wie schon Gris beobachtete, fand auch van Tieghem, dass ein des Endosperms beraubter Embryo von *Mirabilis* sich in den ersten Tagen normal zu einer Keimpflanze entwickelt; aber das weitere Wachsthum unterbleibt, indem die Knospe sich nicht weiter entwickelt. Aber er fand auch die interessante Thatsache, dass für das weggenommene Endosperm mit Erfolg ein künstliches substituirt werden kann. Die

[1]) Nutzen der Blätter bei den Pflanzen. Deutsch von Arnold. pag. 137 ff.

[2]) Keimungsgeschichte der Schminkbohne. Sitzungsber. d. k. k. Akad. d. Wiss. Wien 1859.

[3]) Ann. des sc. nat. 5. sér. T. II. pag. 107.

[4]) Ann. des sc. nat. 5. sér. T. XVII. pag. 205 ff.

[5]) Landw. Jahrbücher 1876, pag. 145 ff.

[6]) Nach Schenk's mir nachträglich mitgetheilten Beobachtungen kommen der Reservestoffbehälter beraubte Embryonen zu vollständiger Entwicklung, sobald es nur gelingt, sie zu genügender Assimilation zu bringen, daher wol im Sommer, aber nicht im Winter (wegen ungenügender Beleuchtung).

nackten Embryonen von *Mirabilis* wurden in einen Brei gehüllt, der aus ihrem eigenen mit Wasser zerriebenen Endosperm oder auch aus Kartoffelstärke oder Buchweizenmehl bereitet worden war. Es bildeten z. B. nach 12 Tagen nackte Embryonen 35 Millim. lange Stengel mit unentwickelter Plumula und 15 Millim. langen Cotyledonen, im Endospermbrei eingehüllte 60 Millim. lange Stengel mit 20 Millim. lang entwickelter Plumula und 25 Millim. lange Cotyledonen, während die normal gekeimten 70 Millim. lange Stengel mit 40 Millim. lang entwickelter Plumula bekommen hatten. Es wurde auch constatirt, dass die Embryonen einen Theil dieser Nahrung aufnehmen, wenn auch bedeutend weniger, als aus dem natürlichen und normal anhaftenden Endosperm.

IV. Verlust und Verletzungen der Wurzeln.

Verluste der Wurzeln werden herbeigeführt entweder durch Thiere, welche in der Erde die Wurzeln verzehren oder durchbeissen, oder durch allerlei Unfälle, die bei der Behandlung der Pflanze geschehen. In solchem Falle findet eine ungenügende Wasserzufuhr und eine Unterbrechung der Ernährung statt. Die Erfolge sind nach dem Naturell der Pflanzen verschieden: An denjenigen, welche viel Wasser enthalten und stark transpiriren, tritt, wenn z. B. durch Thiere die Wurzel abgebissen oder zerfressen worden ist, plötzliches Welkwerden ein. Härtere, saftärmere Pflanzen, die kein eigentliches Welken erleiden, wie zahlreiche bei uns als Topfpflanzen cultivirte exotische Holzgewächse, lassen ein allmähliches Gelb- oder Braunwerden und Abfallen oder Vertrocknen der Blätter eintreten, so dass jede Pflanzenart hierbei ihre eigenen Symptome zeigt. Am wenigsten empfindlich sind die Succulenten, weil diese wegen ihrer geringen Verdunstung längere Zeit ohne Wurzel existiren können und meist leicht sich wieder bewurzeln.

Eine Verwundung der Wurzeln, durch welche die Aufsaugung von Wasser aus dem Boden gestört wird, ist fast bei jedem Versetzen der Pflanzen unvermeidlich. Wenn man kleinere Pflanzen nicht mit dem ganzen Erdstück, in welchem sie wurzeln, aushebt, sondern den Wurzelkörper erst von Erde befreit und dann umsetzt, so tritt fast immer unmittelbar nach dem Umsetzen, selbst wenn reichlich gegossen worden ist, ein mehr oder minder starkes Welken der ganzen Pflanze ein, welches unter Umständen sogar einen tödtlichen Ausgang haben kann, allbekannt z. B. beim Auspflanzen junger Salatpflanzen, Rüben u. dergl. Der Grund liegt in der Zerstörung der eigentlich aufsaugenden Theile der Wurzeln. Dieses sind die jungen Enden derselben, soweit sie mit Wurzelhaaren bekleidet sind. Beim Ausheben der Pflanzen werden diese Enden sehr leicht entweder ganz abgerissen oder doch ihrer Wurzelhaare beraubt, weil diese mit den kleinen Bodenpartikelchen innig verwachsen sind. Ein in dieser Weise verwundeter Wurzelkörper vermag daher nicht in genügendem Grade zu functioniren; erst dann, wenn die Wurzelspitzen wieder ein neues mit Wurzelhaaren versehenes Stück gebildet haben oder neue Seitenwurzeln entstanden sind, verschwindet mit dem Beginn erhöhter Wurzelthätigkeit der welke Zustand wieder. Beim Versetzen der Holzpflanzen muss um so mehr eine Unterbrechung der Wurzelthätigkeit eintreten, weil hierbei fast immer eine gröbere Verwundung, ein Abreissen oder Abhauen stärkerer Wurzeln stattfindet. Je grösser die Pflanze ist, desto weniger ist es möglich, den ganzen Wurzelkörper unversehrt auszuheben, und beim Umsetzen erwachsener Bäume ist eine bedeutende Verstümmelung der Wurzeln ganz unvermeidlich. Die nächste Folge ist daher auch hier, dass den vorhandenen Aesten

nur spärlich Nahrung und Wasser zugeführt wird und dass sie bald absterben oder schwächliche Triebe bilden. Man nimmt daher versetzten Bäumen einen Theil der Aeste um dadurch die Entwicklung einzelner Knospen zu neuen Zweigen zu befördern, die dann in dem Maasse als der Wurzelkörper sich erneuert, an die Stelle der verlorenen Aeste treten. Es ist sogar möglich, erwachsene, alte Bäume mit Erfolg umzusetzen, aber die Unsicherheit des Erfolges nimmt mit dem Alter zu. Das Umsetzen kleinerer Gehölze muss hiernach mit möglichster Schonung des Wurzelballens geschehen, bei Topfpflanzen müssen gerade die äussersten Wurzeln, welche sich auf dem Boden und an den Wänden des Topfes ausbreiten, da sie die jüngsten und thätigsten sind, geschont werden.

V. Verstümmelung des Stammes und der Zweige.

Was über die Folgen der vorgenannten Verwundungen bezüglich der krautartigen Gewächse zu sagen ist, möchte sich in der Hauptsache darauf beschränken, dass für einjährige Kräuter der Verlust des ganzen oberirdischen Stammes in der Regel tödtlich ist, weil die zurückbleibende Wurzel darnach abstirbt, ein theilweiser Verlust aber oft ein Wiederausschlagen aus Knospenanlagen der unteren Stengeltheile zur Folge hat, dass dagegen für die Perennirenden ein einmaliger Verlust des ganzen oberirdischen Theiles gewöhnlich nicht tödtlich ist, weil aus dem Rhizom sich neue oberirdische Sprosse entwickeln können. Es möge nur angedeutet werden, dass die einzelnen Arten sich hierbei insofern verschieden verhalten, als manche die verlorenen Triebe in demselben Sommer ein- oder mehrmals wieder ersetzen (z. B. Klee und ähnliche Pflanzen, die mehrmals im Jahre geschnitten werden können), andere, wie z. B. viele Frühjahrspflanzen nach Abschneiden ihrer oberirdischen Sprosse gewöhnlich erst im nächsten Frühlinge, wenn ihre Zeit gekommen ist, von neuem treiben. Wenn man wiederholt die jungen oberirdischen Triebe bald nach ihrem Erscheinen wieder wegschneidet, so findet aus bekannten physiologischen Gründen keine Ernährung der unterirdischen Theile statt, vielmehr werden dieselben durch die wiederholte Bildung neuer Organe erschöpft, und die Pflanze geht endlich aus. Es ist dies denn auch ein Mittel, um Unkräuter, bei denen das Ausroden der unterirdischen Theile sich schwer bewerkstelligen lässt, zu vertilgen.

Hauptsächlich kommen Wunden der in Rede stehenden Art bei den Holzpflanzen vor, und hier sind sie, sowie die Folgen, welche sie nach sich ziehen, von grosser Mannichfaltigkeit, die noch dadurch erhöht wird, dass hierin die Baumarten vielfach specifische Eigenthümlichkeiten zeigen. Man muss hier einzeln für sich betrachten 1. den Verlust jüngerer, d. h. ein- oder wenigjähriger Zweige oder der Stücke solcher Zweige oder von Knospen, 2. den Verlust der ganzen Krone, des Gipfeltriebes oder der stärkeren Aeste und 3. den Verlust des ganzen Stammes. Es wird bei jedem dieser drei Punkte anzugeben sein, inwiefern etwa die einzelnen Gehölzarten hinsichtlich der Folgen sich verschieden verhalten. Will man nur ganz allgemein die überhaupt möglichen Folgen dieser Verwundungen wissen, so ist zu antworten, dass diese dreierlei sein können: entweder der Tod der ganzen Pflanze, oder bei partieller Verwundung das Fortleben des nicht verstümmelten Theiles der Pflanze, ohne dass nahe den Wundstellen eine Neubildung von Sprossen zum Ersatz der verloren gegangenen zu bemerken ist, oder endlich, und das ist der häufigere Fall, in der Nähe der Wunde eine Neubildung von Organen, welche im normalen Zustande an diesen Punkten der Pflanze nicht stattfindet und daher unzweideutig als Folge der Ver-

letzung sich darstellt. Diese Neubildungen bestehen, wenn wir hier von den Erscheinungen der eigentlichen Wundenheilung, d. i. von den Ueberwallungen absehen, aus Knospen und Sprossen, durch deren Entwicklung die Pflanze einen Ersatz für die verloren gegangenen anstrebt. Alle diese Neubildungen bezeichnen die Praktiker mit dem Namen Reproductionen, und es kann auch wissenschaftlich diese Bezeichnung für den angegebenen Begriff beibehalten werden, nur darf man darunter nicht das verstehen, was als Regeneration bezeichnet wird, also z. B. nicht an die Erscheinungen bei gewissen Amphibien denken, deren Gliedmaassen nach Verstümmelung sich wieder vervollständigen, denn der verstümmelte Spross selbst kann sich nicht erneuern, es sind immer andere, völlig neue, dem verloren gegangenen allerdings morphologisch gleiche Sprosse, deren Entstehung hier als Reproduction bezeichnet wird.

1. Verlust der Knospen und jüngeren Zweige der Holzpflanzen.

In diese Kategorie von Wunden gehören diejenigen, welche der künstliche Schnitt verursacht, ferner die Verstümmelungen, die an jungen Pflänzchen, z. B. in Saatkämpen, oder an ganz niedrigen Sträuchern durch die Sichel beim Grasmähen, sowie durch Zertreten, Zerfahren und ähnliche durch den Verkehr bedingte Zerstörungen herbeigeführt werden; ferner zahlreiche Verwundungen, welche die Thierwelt verschuldet. In erster Linie steht hier das Verbeissen der jüngeren Triebe durch Vierfüssler, besonders durch das Wild, zumal Rehe, und durch vorüberziehendes Vieh, was zu jeder Jahreszeit, jedoch beim Wild besonders im Winter bei Schnee geschieht, die kleinsten, jüngsten Pflänzchen bis zu grösseren Büschen, soweit das Thier die Triebe erreichen kann, betrifft und darin besteht, dass entweder nur die Spitzen oder grössere Stücke der einjährigen Triebe abgezwickt und gefressen werden. Die Eichhörnchen beissen an den Fichten und Tannen im Herbst und Winter einjährige Zweiglein ab, um die Blüthenknospen derselben auszufressen, und lassen sie dann fallen. Auch gehört mancher Insektenfrass hierher: es giebt einige Käfer und Raupen, welche die dünneren Zweige zwar nicht auffressen, aber durch Anstechen oder Durchwühlen so verwunden, dass dieselben über der Wunde absterben und abbrechen. So der Kiefernrüsselkäfer *(Curculio pini)*, der Kiefernmarkkäfer *(Hylesinus piniperda)*, auch wol die sonst in anderer Weise fressenden Räupchen der Forleule *(Noctua piniperda)* auf der Kiefer, die Larven des Erlenrüsselkäfer *(Curculio lapathi)* auf den Birken, Erlen, Weiden und Pappeln, die Larven des Haselnbockkäfers *(Cerambyx linearis)* auf den Haseln, der Eichenweichkäfer *(Cantharis obscura)* auf den Eichen, die Fichtenmotte *(Tinea abietella)*, welche Gipfel- und Quirlknospen der Fichte und Tanne ausfrisst.

Auf die im Vorstehenden angegebenen Verwundungen bezieht sich zum Theil das, was man mit dem Namen Abbisse und Absprünge bezeichnet. Man versteht darunter die Erscheinung, dass ganze unversehrte einjährige Triebe von den Bäumen sich ablösen und abfallen, so dass sie bisweilen in grosser Zahl den Boden rings um den Baum bedecken. Theilweise werden dieselben allerdings durch Thiere veranlasst, nämlich durch Eichhörnchen an Fichten und Tannen, durch den Kiefernmarkkäfer an den Kiefern, den Eichenweichkäfer an den Eichen. Eigentliche Absprünge aber sind eine besonders bei *Taxodium*, *Quercus*, *Populus*, *Salix* und auch bei Fichten häufige normale Erscheinung, welche darin besteht, dass gewisse schwächliche Zweiglein, die für den Weiterbau des grösseren Zweiges, an welchem sie sitzen, überflüssig sind, sich endlich durch eine organische Abgliederung von selbst ablösen und besonders nach Sturm in Menge abfallen[1]), pathologische Folgen aber nicht erkennen lassen.

[1]) Man vergleiche die Auseinandersetzungen von Röse und Gonnermann in Bot. Ztg. 1865 No. 14, 41 und 34; sowie Ratzeburg, Waldverderbniss, I. pag. 219.

Folgen der Verstümmelungen. Die in Rede stehenden Verstümmelungen fallen natürlich für ganz junge Pflänzchen relativ stark in's Gewicht und sind dann auch für diese oft tödtlich. Wenn Wild in Saatkämpen ein- oder wenigjährige Kiefern verbeisst, so gehen oft viele derselben ein[1]), während ein- bis dreijährige Fichten, denen oft nur die Spitzen abgezwickt worden, durch Reproduction sich retten[2]). Ebenso werden, wenn der Kiefernrüsselkäfer junge Pflänzchen angeht, dieselben gewöhnlich plötzlich getödtet[3]). Dagegen sind für ältere Pflanzen und besonders erwachsene Bäume diese Verwundungen an und für sich, und selbst wenn sie in Menge über die Pflanze verbreitet sind, nicht tödtlich; und wenn die Pflanze darnach doch nach längerem Kümmern endlich eingeht, so kann man anderweite ungünstige Umstände, wie Klima, Bodenverhältnisse oder gar andere inzwischen angekommene Feinde als mitwirkende Ursache vermuthen. Sehr bald nach der Verwundung regt sich an den verstümmelten Pflanzen die Reproduction. Für alle in der Ueberschrift bezeichneten Verwundungen gilt nun die Regel, dass die Reproduction immer aus normalen Seitenknospen (Achselknospen) erfolgt, also aus solchen, welche bei jeder Pflanzenart eine durch den morphologischen Aufbau festbestimmte Stellung haben, während nach Verlust stärkerer Aeste, die Reproduction vorwiegend nur durch Adventivknospen, also durch Knospen ohne bestimmte Stellung und Zahl, geschieht. Hier führt daher die Reproduction zu einer ganzen Reihe eigenthümlicher abnormer Erscheinungen in der Zweigbildung und in der Gesammtform der ganzen Pflanze.

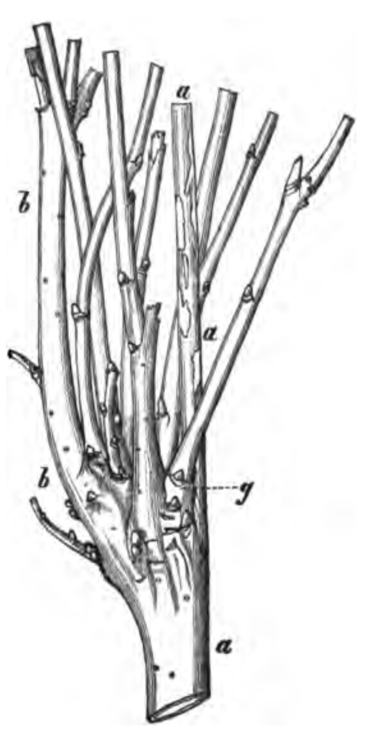


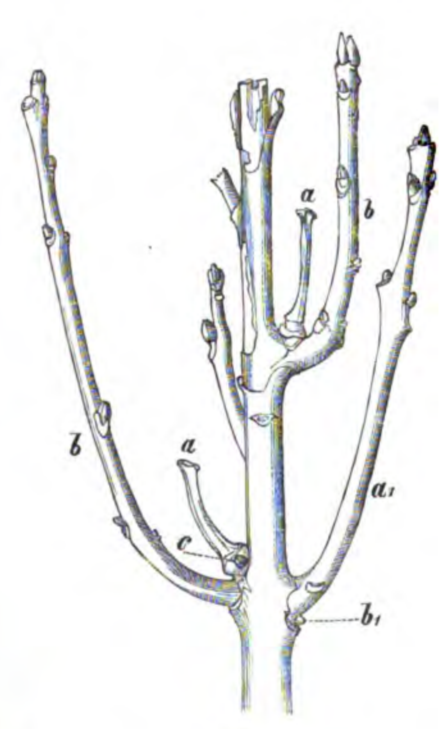
Fig. 2. (B. 90.)
Rüster, Bildung von Ersatztrieben aus unteren Seitenknospen, nach wiederholtem Verbeissen durch Wild. a a a Hauptspross, b b Zweig, beide in den oberen Theilen abgebissen, gleich den Ersatztrieben. Die Bissstellen liegen zum Theil in grösserer Höhe, daher in der Figur nicht dargestellt. Die Ersatztriebe sind alle aus den untersten Seitenknospen entwickelt worden, deren noch welche bei g vorhanden sind.

1. Verzweigungsfehler. Wenn ein- oder wenigjährige Triebe ganz oder theilweis verloren gehen, so sind fast immer nahe der Wunde irgendwo normale Seitenknospen schon vorhanden oder es giebt daselbst Blätter, welche in ihren Achseln nachträglich solche erzeugen oder die sonst unentwickelt bleibenden Anlagen solcher zur vollständigen Ausbildung bringen können. Diese Knospen sind es, welche dann zu treiben beginnen und zum Ersatz des verloren gegangenen Sprosses neue Triebe (Ersatztriebe) machen. Wenn nun aber an den Ersatztrieben Verstümmelungen sich wiederholen, wie z. B. beim Heckenschnitt und ganz besonders beim Verbeissen des Wildes und des Viehes, welches gerade die Gewohnheit zu haben scheint, die einmal verbeizten Büsche immer wieder aufzusuchen, so

[1]) Ratzeburg, Waldverderbniss, I. pag. 191.
[2]) l. c. pag. 258.
[3]) l. c. pag. 119.

hat dies eine Vervielfältigung von Sprossen verchiedenen Grades oder Polycladie zur Folge, wie diese Erscheinung im Allgemeinen bezeichnet werden kann, deren höchste Grade wol auch Zweigwucherungen oder Besen genannt werden. Die hierher gehörigen Polycladien sind sämmtlich daran zu erkennen, dass immer die Bruchstellen der verloren gegangenen Zweige oder die noch stehengebliebenen Stumpfe derselben zu sehen sind. Die aus mehrmaliger Wiederholung der Verstümmelung hervorgegangenen zeigen eine ungewöhnlich grosse Anzahl verschiedenalteriger von einem einzigen oder von nahe bei einander befindlichen Punkten entspringende Zweige und Zweigstumpfe, die an ihrer Basis immer wieder ausschlagen. Bei der Entstehung dieser Zweigwucherungen sind nun die verschiedenen morphologischen Verhältnisse der Sprosse bei den Holzpflanzen maassgebend. In dieser Beziehung haben wir folgende Fälle zu unterscheiden.

a) Nur die normalen Achselknospen der untersten ersten Laubblätter an der Basis des Sprosses werden nach dessen Verstümmelung zu Ersatztrieben entwickelt. Diese Knospen sind bei den meisten Laubhölzern von den übrigen durch auffallend geringere Grösse und schwächere Entwicklungsfähigkeit unterschieden, indem sie unter gewöhnlichen Verhältnissen im Knospenzustande verbleiben und nicht zum Austrieb kommen, sogenannte schlafende Knospen. Darum findet man sie meistens auch noch an der Basis des zwei- und selbst mehrjährigen Triebes, und erst im späteren Alter verschwinden sie. Als Beispiel für dieses Verhältniss kann die Rüster dienen. Nach Verbeissen durch das Wild werden hier diese schlafenden Knospen geweckt und zu neuen Trieben entwickelt, wie Fig. 2 zeigt. Auch die meisten anderen Laubhölzer gehören zu diesem Typus.



(B. 91.) Fig. 3.

Esche, Bildung von Ersatztrieben aus Beiknospen, nach Verbeissen durch Wild. a_1 ein normaler Achselspross, b_1 dessen normal unentwickelt bleibende Beiknospe. Bei a a die Achselsprosse gleich dem Hauptspross abgebissen, dafür die Beiknospen derselben b b zu Ersatztrieben entwickelt. Bei c eine Secundärknospe.

b) Die Ersatztriebe werden ausser aus Achselknospen auch aus Beiknospen (accessorischen Knospen) oder aus diesen allein gebildet. Solche Knospen kommen neben der eigentlichen grösseren Achselknospe in den Blattachseln vor bekanntlich bei *Lonicera,* wo sie über, bei *Fraxinus excelsior* etc., wo sie unter der Achselknospe stehen. An der Stellung der Ersatztriebe, die sich hier nach Verbeissen und dergl. bilden, erkennt man deutlich die eben bezeichnete Herkunft derselben (vergl. Fig. 3).

c) Die Reproduction geschieht mittelst der von Henry Secundärknospen, von Schimper Säumaugen genannten kleinen Knospen, welche bei manchen

Holzpflanzen normal in der Achsel der untersten Schuppen der Knospen sich bilden und daher an der Basis der letzteren entweder freistehend oder noch von der vorhandenen Knospenschuppe bedeckt sichtbar sind. So befindet sich bei den Weidenarten, sehr deutlich z. B. bei *Salix purpurea*, rechts und links von der Narbe des Tragblattes eine kleine Secundärknospe unmittelbar hinter den beiden verwachsenen Knospenschuppen als Achselprodukt derselben. Im normalen Zustande bleiben sie unterdrückt, werden aber geweckt, wenn der Zweig, an dem sie stehen, oder auch wenn der Hauptspross über diesem Zweige verstümmelt wird. Fig. 4. zeigt die Reproduction aus diesen Knospen an der auf Wiesen wachsenden *Salix repens*, die von der Sense bei der Heuernte verstümmelt worden ist.

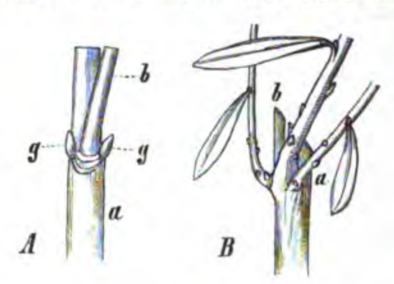


Fig. 4. (B. 92.)

Weide, Bildung von Ersatztrieben aus Secundärknospen. A Stück eines Zweiges von *Salix purpurea*. a Hauptspross, b Zweig, gg die Secundärknospen. B. *Salix repens*, durch die Sense beim Grasmähen abgeschnitten und zwar sowohl der Hauptspross a, wie der Zweig b. Dafür aus Secundärknospen Ersatztriebe, deren einer wieder aus einer solchen Knospe getrieben hat.

d) Knospen, die ihrem morphologischen Charakter nach ebenfalls **Secundärknospen** genannt werden können, die aber unter normalen Verhältnissen gar nicht vorhanden sind, werden erst in Folge der Verstümmelung angelegt und dann zur Triebbildung benutzt. Für den Morphologen bedarf es nicht des Hinweises, dass dieser Fall vom vorigen sich durch keine scharfe Grenze trennen lässt, da der Vegetationspunkt einer Achselknospe jedenfalls schon frühzeitig angelegt sein muss; und der Unterschied des vorliegenden Falles würde nur darin bestehen, dass hier diese Vegetationspunkte unter normalen Verhältnissen auf ihrer ersten Anlage stehen bleiben und die Entwicklung zu wirklichen Knospen erst durch die Verwundung bedingt wird. Solche Secundärknospen entwickelt besonders die Fichte nach dem Schnitt und nach Verbeissen. Normal bilden die Fichtensprosse unter der Terminalknospe in den Achseln der obersten Nadeln Seitenknospen, welche an kräftigen Sprossen ungefähr einen Quirl bilden, an schwächeren Trieben nur in der Ein- oder Zweizahl vorhanden sind (Fig. 5. B) oder ganz fehlen. Wenn die Knospen oder deren Triebe verstümmelt sind, so erscheinen Ersatzknospen aus den Achseln der Knospenschuppen, welche die Basis sowol des Endtriebes wie die der Quirltriebe umsäumen. Der aus der Gesammtheit der Knospenschuppen bestehende manschettenförmige Schuppenansatz, aus welchem im normalen Zustande nur der Spross selbst sich erhebt, umfasst nach Verlust des letzteren mehrere Knospen, die alle entwicklungsfähig sind (Fig. 5 A).

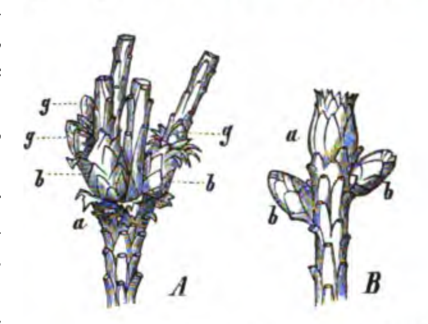


Fig. 5. (B. 93.)

Fichte, Bildung von Ersatztrieben aus Secundärknospen nach Verbeissen durch Wild (A). Der Haupttrieb abgebissen, dafür über dem Schuppenansatze a drei Secundärknospen bb gebildet und zu Ersatztrieben entwickelt; letztere wieder abgebissen, dafür aus ihrem Schuppenansatz b wieder Secundärknospen ggg gebildet. — B Normaler Fichtenspross, welcher unter dem Schuppenansatz der Endknospe a die normalen Seitenknospen bb trägt.

So kommt das abnorme Verhältniss zu Stande, dass der Hauptspross einen Quirl von Seitenknospen über dem Schuppenansatze trägt, während der normale Knospenquirl stets unter demselben steht. Wenn im nächsten Jahre die aus den Ersatzknospen entwickelten Triebe wieder verstümmelt werden, so wird aus der Schuppenmanschette, mit der sie am Grunde beginnen, wieder eine Anzahl Knospen in derselben Weise gebildet. So kann schliesslich der primäre Schuppenansatz ein ganzes Bouquet von Knospen und Zweigstummeln umfassen, wie aus Fig. 5 zu ersehen ist. Bei der Entwicklung dieser secundären Knospen kommen auch eigenthümliche Uebergänge zwischen Knospenschuppen und Nadeln vor. Denn die Knospen treiben zuweilen ein wenig, wobei einige ganz kurze, breite, ein oder wenige Millimeter lange grüne Nadeln auf die Knospenschuppen folgen, schliessen jedoch bald wieder mit Knospenschuppen ab.



(B. 94.) Fig. 6.

Kiefer, Bildung von Scheidenknospen in Folge der Verstümmelung des Haupttriebes a durch die Forleule. Zwischen den beiden meist abgeschnittenen Nadeln jedes Nadelzweigleins eine Knospe; zum Theil sind die Scheidenknospen auch schon zu einem mit mehreren Nadeln besetzten Ersatztriebe ausgewachsen. Nach RATZEBURG.

e) In besonderer Weise verhält sich, ihres eigenthümlichen morphologischen Aufbaues wegen die Kiefer. Hier ist jedes der Nadelzweiglein, welche von häutigen Scheiden umhüllt je ein Nadelpaar tragen, im Stande eine Knospe zwischen den beiden Nadeln zu bilden aus dem dort befindlichen Vegetationspunkt des Zweigleins, welcher unter normalen Verhältnissen ruhend bleibt. Diese Knospen nennt man Scheidenknospen. Nach Verstümmelung können aus einem oder mehreren unter der Wunde stehenden Nadelzweiglein Scheidenknospen hervorkommen (Fig. 6), welche zu neuen Trieben auszuwachsen vermögen. Auch die normalen Seitenknospen des Kiefernsprosses werden unter solchen Umständen gewöhnlich mit geweckt. Beiderlei Knospen entwickeln sich dann wie Sprosse von typischer Form mit Nadelpaaren. Indessen erreichen die Scheidentriebe, auch wenn sie unverletzt bleiben, kein hohes Alter, sie bleiben immer schwächlich und sterben nach einigen Jahren wieder ab.

An den Ersatztrieben sind die Blätter meistens kleiner als die normalen, sowol bei den Laubhölzern als auch bei den Nadelbäumen. So zeigt die Kiefer und namentlich die Fichte eine Kurznadeligkeit, indem die Nadeln in ihrer Kleinheit an diejenigen der Krüppelsträucher an der Baumgrenze der Gebirge erinnern und so dicht an den Zweigen stehen, dass diese wie Bürsten aussehen (Bürstentriebe). Aber diese Verkleinerung steht immer mit der Kümmerlichkeit der Ersatztriebe im Zusammenhange, und diese hängt wieder mit der vermehrten Anzahl, in der diese Triebe gebildet werden, zusammen; im Ganzen darf man um so kümmerlichere Ersatztriebe erwarten, in je grösserer Zahl sie gebildet werden, indem die Nahrung, die sie erhalten, sich dann auf desto mehr vertheilt. Daher kann auch unter Umständen nach Verstümmelung das Gegentheil eintreten: wenn nämlich eine einzige, kräftige, entwicklungsfähige, normale Knospe oder ein Trieb stehen geblieben ist, der dann die ganze Nahrung an sich zieht, so erlangt derselbe leicht eine geile Entwicklung. Die Blätter eines solchen Triebes werden oft ungewöhnlich gross, oder es treten noch andere teratologische Erscheinungen ein, z. B. bei der Kiefer, wo dann manche Nadelzweiglein drei statt zwei Nadeln

tragen. Auch Scheidenknospen kommen dann leicht hinzu; sie sind bei Riesennadeln und bei Dreinadligkeit nichts Seltenes.

Findet die Verletzung im Herbst, Winter oder zeitigen Frühjahre statt, so fällt die Entfaltung der Ersatzknospen in die regelmässige frühjährliche Zeit des Knospenausschlags. Wenn aber der diesjährige Trieb schon im Sommer verstümmelt wird, so können seine an der Basis schon vorhandenen oder noch anzulegenden Ersatzknospen auch schon in demselben Sommer als Johannistrieb, wie es bei den Praktikern, oder proleptisch, wie es in der Botanik genannt wird, zum Austreiben kommen.

Eine Schwächung der Holzbildung ist nach Verstümmelung von Zweigen schon theoretisch zu erwarten, weil damit ein Verlust grüner Blätter verbunden ist. RATZEBURG [1]) hat auch thatsächlich nach Verbeissen durch Wild eine schwächere Bildung des Jahresringes bei Kiefer, Lärche und Tanne beobachtet. Wir kommen auf diese Erscheinung bei den Folgen des Verlustes der Laubblätter zurück.

Zu den Polycladien gehören auch die sogenannten Hexenbesen, Wetterbüsche, Kollerbüsche oder Donnerbesen. Dies sind abnorme Zweigwucherungen, welche auf einen einzelnen Punkt der im übrigen normal gebildeten Baumkrone beschränkt sind. Sie haben meist vieljährige Dauer und bestehen aus einem dichten Gewirr von Zweigen, so dass sie von fern einem Mistelbusch oder einem Elsternest ähneln. Unsere Kenntniss dieser Missbildungen ist noch so unvollständig, dass wir dermalen nicht sagen können, inwieweit dieselben an diese Stelle gehören. Im Vorhergehenden ist mehrfach der Entstehung von Bildungen, die mit diesem Namen bezeichnet werden können, aus Anlass von Verwundungen gedacht worden. Einige Hexenbesen sind aber sicher von dieser Stelle auszuschliessen, jedenfalls alle diejenigen, wo weder an der Mutterachse, noch an den Zweigwucherungen irgend welche Verwundungen zu entdecken sind. Von diesen aber ist es nur einer, dessen Ursache sicher bekannt ist: der Hexenbesen der Weisstanne, welcher durch einen Rostpilz, das *Aecidium elatinum* (s. Rostkrankheiten) verursacht wird. Hinsichtlich der anderen Hexenbesen sind wir dermalen nur auf die folgenden darüber vorliegenden Angaben verwiesen.

LINNÉ [2]) sah sie in Skandinavien auf Birken, Hainbuchen und Kiefern. Nach SCHÜBELER [3]) sind sie in Norwegen auf der Birke häufiger als auf irgend einem anderen Baume. ESTRAICHER [4]) berichtet über Verfilzungen der Aeste und Endzweige an mehreren Bäumen und Sträuchern, als Weiden, Obstbäumen, vorzüglich Zwetschen und beschnittenen Spalierbäumen, auch Weissbuchen und Schlehen, die er besonders nach Ueberschwemmungen beobachtet haben will. Bei MOQUIN-TANDON [5]) ist die Rede von einer *Broussonetia* und einem Maulbeerbaum, wo aus einem Zweige innerhalb der Länge von 2—3 Centim. einige hundert Triebe hervorbrachen, desgleichen von einem Hexenbesen an *Ulmus campestris*. SCHACHT [6]) sah Wetterbüsche auch an der Hainbuche und der Akazie, MASTERS [7]) an Apfelbäumen, Weissdorn und Hainbuchen. MOQUIN-TANDON [8]) giebt als eine der Ursachen des Hexenbesens an die Umwandlung von Blüthen in Laubknospen bei den in Kätzchen blühenden Pflanzen, wie *Pinus, Larix, Carpinus, Betula, Salix*, indem sich aus jeder Blüthenknospe ein Trieb entwickelt. GÖPPERT [9]) sah an den Aesten einer *Salix triandra* eine Menge kleinerer, wiederholt verzweigter und mit lauter sehr kleinen lanzettförmigen, grünen, behaarten Blättchen besetzter Zweige entspringen, so dass die Aeste von ferne wie ein dichter

[1]) Waldverderbniss, I. pag. 194. und II. pag. 25, 67.
[2]) Philosophia botanica, pag. 274.
[3]) Pflanzenwelt Norwegens, pag. 181.
[4]) Isis v. Oken. 1833, pag. 485, citirt bei Moquin-Tandon, Pflanzen-Teratologie. pag. 381.
[5]) Pflanzen-Teratologie, pag. 380.
[6]) Der Baum, pag. 134.
[7]) Vegetable Teratology, pag. 347.
[8]) l. c., pag. 380.
[9]) Arbeiten d. schl. Gesellsch. f. vaterl. Cultur, 1840, pag. 104.

Blüthenstrauss erschienen. Dieselbe Bildung fand ich an *Salix alba*: ein Ast hatte seine diesjährigen Zweige normal entwickelt mit Ausnahme eines einzigen, welcher etwas kürzer geblieben und durch vielgradige Verzweigung zu einem dichten Strauss sich entwickelt hatte; die Hauptachse desselben trug Laubblätter von nahezu normaler Grösse, an den Seitenachsen nahm die Grösse der Laubblätter immer mehr ab bis zu kleinen, stark behaarten lanzettförmigen grünen Blättchen; die folgenden Verzweigungen trugen nur noch solche kleine Blättchen, hatten daher ein kätzchenförmiges Aussehen und immer hatte jedes Blättchen schon wieder eine aus mehreren jungen Laubblättern bestehende Knospen in der Achsel. Verwundungen waren nirgends vorhanden. Die Erscheinung gehört also sicher nicht hierher; ob sie durch thierische Parasiten verursacht wird, was nicht unwahrscheinlich ist, kann ich nicht sagen, da ich keine Parasiten auffand. An Coniferen sind ausser an der Weisstanne noch Hexenbesen beobachtet worden auf Fichten, deren Ursache CZECH[1]) in Gallläusen *(Chermes abietis)* vermuthet, solche auf Kiefern, auf denen HOFFMANN[2]) einmal einen Pilz, *Cladosporium penicilloides*, gefunden hat, auf Weymuthskiefer nach RATZEBURG[3]) und auf der Arve nach einer kurzen Notitz KRAMER's[4]).

2. Abnorme Strauch- und Baumformen können selbstredend sich als Folge der eben erörterten Zweigverstümmelungen ergeben. Dabei kommt es auf den Umfang der Zerstörungen und besonders darauf an, wer der Thäter ist. Nach vieljährigem Verbeissen durch das Wild werden junge Gehölze zu immer gedrungeneren Strauchformen. Fichten sehen dann aus wie dichte Perücken oder Pyramiden, Lärchen, die die Neigung bekommen, niedergestreckte Triebe zu bilden, wie ein grosses Nest[5]), Eichen, Roth- und Hainbuchen wie ein auf einem Perückenstocke stehendes dichtes Nest, oder werden zu dichtbuschigen Krüppeln mit knickigen und sperrigen Aesten, Rüstern zu förmlichen Besen. Solche verbissene Büsche können wieder zum Höhenwuchs gelangen, indem sich ein Gipfeltrieb herausarbeitet, wenn die Thiere abgehalten werden.

In eigenthümlicher Weise werden die Baumformen bei den oben erwähnten Zweigzerstörungen durch Insekten verändert. Der Kiefernrüsselkäfer bringt in der ganzen Gestalt des Wipfels dreierlei Veränderungen hervor, die RATZEBURG[6]) je nach ihrer Form als »Langwipfel«, »Kugelwipfel« und »Besenwipfel« charakterisirt. Durch den Kiefernmarkkäfer, der die Krone gleichsam beschneidet, erhält dieselbe sehr mannigfaltige Formen, die nach RATZEBURG bald stumpfere, bald spitzere Kegel, bald mehr gerupfte, besenförmige, aufgelöste, bald ganz geschlossene Mäntel darstellen und darnach von RATZEBURG theils mit Weisstannen, theils mit Fichten, theils mit Cypressen und selbst mit Thürmen oder Minarets verglichen werden[7]).

2. Verlust der älteren Aeste, des Gipfels und der Krone der Bäume.

Die vorstehend genannten Verstümmelungen treten ein erstens in Folge von Witterungsphänomenen, wie bei Blitzschlag, bei Wind- und Schneebruch, wo bald ein Abbrechen von Aesten, bald Gipfelbruch stattfindet. Ferner werden durch gewisse Culturmethoden derartige Verwundungen hervorgebracht; so bei der Zucht der Kopfhölzer und beim sogenannten Ausästen oder Aufästen der Baumkronen. Der Erfolg dieser gröberen Verwundungen für das Wachsthum des Baumes ist je nach Pflanzenarten und besonders bei Nadelhölzern und Laubhölzern verschieden. Die Reproduction muss nämlich hier durch Adventivknospen geschehen,

[1]) Citirt in RATZEBURG's Waldverderbniss, I. pag. 42.
[2]) Mykologische Berichte 1871, pag. 38.
[3]) l. c., I. pag. 42.
[4]) Bildungsabweichungen, pag. 3.
[5]) Vergl. RATZEBURG, Waldverderbniss, I. pag. 193 und II. pag. 66.
[6]) l. c., I. pag. 117 und Tafel 1a.
[7]) l. c., I. pag. 122. Vergl. auch die schöne Tafel 4 des citirten Werkes.

also durch nicht vorgebildete, sondern im Cambium an beliebigen Stellen neu sich bildende, daher aus der Rinde hervorbrechende Knospen; selten sind an so alten Theilen noch einige schlafende Knospen, die einstmalige Seitenknospen an jüngeren Zweigen waren und die so spät noch zum Austreiben fähig sind, vorhanden. Im Allgemeinen vermögen nur die Laubhölzer unter den Wundstellen so alter Theile eine Brut von Adventivknospen zu erzeugen, aus denen sich Zweige entwickeln, die nach und nach zu neuen Aesten erstarken. Darauf beruht die Zucht der Kopfhölzer, zu denen sich besonders Weiden, Pappeln und Buchen eignen. Bei denselben Laubhölzern wird auch nach dem sogenannten Kappen starker Aeste unter den Schnitt- oder Bruchstellen oft eine reiche Brut von Adventivknospen erzeugt, aus denen dicht gedrängt stehende Zweige hervorgehen können. Auch beim Veredeln hat häufig die Verwundung eine ungewöhnliche Entwicklung von Adventivknospen aus dem unter der Pfropfstelle sich bildenden Wulst zur Folge. MOQUIN-TANDON[1]) berichtet von einer veredelten Ulme, an welcher unterhalb der Pfropfstelle mehr als tausend dicht gedrängte Zweige hervorgebrochen waren. Hinsichtlich der Ausschläge an den Kopfhölzern etc. gilt ungefähr dasselbe, was unten von den Stockausschlägen gesagt ist, insbesondere auch was die verschiedenen Abnormitäten, welche in der Blattform etc. auftreten können, anlangt.

Dagegen tritt bei den meisten Nadelhölzern nach allen hier genannten Verwundungen gewöhnlich gar keine Bildung von Adventivknospen und somit keine Erneuerung von Aesten auf; nur selten kommt hier und da ein kümmerliches Zweiglein, aus adventiver Bildung hervorgegangen, zur Entwicklung. Wenn eine Conifere ihren Gipfeltrieb verliert, so ist es einer der schon vorhandenen Seitentriebe nahe der Spitze, der sich geotropisch aufwärts krümmend und kräftiger wachsend allmählich an die Stelle des verlorenen Haupttriebes tritt. Selten werden wol auch zwei oder mehr Seitentriebe zugleich in dieser Weise beeinflusst, so dass der Stamm später zweigipfelig erscheint. SCHÜBELER[2]) berichtet sogar von Fichten in Norwegen, welche geköpft worden waren und an denen darnach aus den obersten horizontalen Aesten zwei bis fünf regelmässige kleine Bäume emporgewachsen waren, sowie von einer anderen sehr alten Fichte, an welcher der Stamm durch die Mitte der Krone verfolgt werden konnte und in einer Höhe von ungefähr 2 Meter über dem Boden 12 Aeste aus dem Stamme hervorgewachsen waren, von denen einzelne sich bis 3,1 Meter in horizontaler Richtung ausstreckten, ehe sie sich nach oben richteten und die alle wie besondere Fichtenbäume aufgewachsen waren. Wenn der Nadelholzstamm seitliche Hauptäste verliert, so tritt auch meistens keine Reproduktion durch Adventivknospen ein; der Stamm behält die Aststumpfe oder die stehengebliebenen trockenen Spiesse und gleicht die Verzweigungsfehler nicht aus. Eine Ausnahme macht die Lärche, welche gleich einem Laubholz um diese Wundstellen reichliche Knospen entwickelt. Wo man diesem Baume durch sogenanntes Schneideln Hauptäste von unten an wegnimmt, da bedeckt sich der Schaft wieder bürstenförmig mit zahlreichen neuen Trieben, die um die Wundstellen hervorbrechen[3]).

Wenn die Einflüsse, durch welche die Bäume in dieser Weise verstümmelt werden, sich fortwährend wiederholen, dann erreichen die Verzweigungsfehler ihren höchsten

---

[1]) Pflanzen-Teratologie, pag. 379.

[2]) Pflanzenwelt Norwegens, pag 167.

[3]) Vergl. RATZEBURG, Waldverderbniss, II. pag. 55.

Grad. So sehen wir die im Vorstehenden bezeichneten Verwundungen in allen ihren Formen und Combinationen ganz besonders in den Krüppelformen der Bäume an der Baumgrenze auf den Gebirgen und im Hochnorden, desgleichen an den Meeresküsten. Hier sind es vorwiegend die dort herrschenden starken Stürme, welche immerfort Gipfel und Aeste brechen. Auch Lawinenstürze können ähnliche Wirkungen haben. Das Nähere über die dadurch zu Stande kommenden Pflanzenformen ist im Kapitel über die Wirkungen der Luftbewegungen und der Niederschläge zu finden.

3. Verlust des Stammes.

Für die Nadelhölzer ist der Verlust des ganzen Stammes in der Regel tödtlich, weil diese nicht fähig sind, aus den unteren Stammtheilen und Wurzeln Adventivknospen zu bilden. Wenn aber der Stamm eines Laubholzes abgehauen ist, so tritt gewöhnlich Bildung solcher Adventivknospen unter der Rinde des stehengebliebenen Stockes oder seiner Wurzeln in mehr oder minder grosser Anzahl ein. Dieselben wachsen dann rasch zu meist kräftigen Trieben, sogenannten Stockausschlägen oder Wurzelausschlägen heran, durch die nun das Leben der Pflanze erhalten wird. Sie entwickeln sich entweder in völlig normaler Form, oder sie zeigen gewisse Abweichungen in der Beschaffenheit der Blätter, wie z. B. die sonst fehlende Behaarung, welche bei den Pappeln, besonders der Zitterpappel, und bei der Birke an den Blättern dieser Ausschläge Regel ist, oder sie bekommen in Folge der überreichen Nahrungszufuhr bisweilen wirkliche Missbildungen, indem sie nicht selten Riesenwuchs oder Verbänderungen zeigen, worüber unten das von diesen Bildungsabweichungen handelnde Kapitel zu vergleichen ist. Auf dieser Fähigkeit der Laubhölzer beruht die Niederholzzucht in der Forstwirthschaft, sowie die Erziehung des Bandholzes der Weide. Die Nadelhölzer eignen sich aus dem oben angeführten Grunde hierzu nicht. Eine wenn auch nur scheinbare Ausnahme von dieser Regel zeigt sich bei dem Ueberwallen der Tannenstöcke, einer in Tannenbeständen nicht seltenen Erscheinung, wobei die Schnittfläche am Rande ringsum eine Ueberwallungswulst erzeugt, welche Jahrzehnte lang fortwachsen kann, obgleich keine Stockausschläge mit Blättern vorhanden sind, welche die assimilirten Nahrungsstoffe erzeugen könnten, die zu diesen Neubildungen erforderlich sind. GÖPPERT[1]) hat die Erklärung hierfür gegeben, indem er fand, dass die Wurzeln solcher überwallten Stöcke stets mit den Wurzeln einer benachbarten noch stehenden Tanne verwachsen sind, dass solche vegetirende Stöcke mit der Fällung dieses zweiten Baumes zu Grunde gehen, sowie dass an isolirt stehenden Tannenstöcken keine Ueberwallung sich bildet, woraus hervorgeht, dass der Stock sich nicht selbständig ernährt, sondern seine Nahrung aus dem noch stehenden Baume erhält. Nach GÖPPERT's[2]) weiteren Beobachtungen kommt die Erscheinung auch an Fichten und Lärchen, aber nicht an Kiefern und auch nur dann vor, wenn solche Stämme mit den Wurzeln benachbarter Bäume verwachsen sind, und es vermögen sogar Fichten Weisstannen und umgekehrt Tannen Fichten zu überwallen.

VI. Verlust der Laubblätter.

Von schädlichen Folgen für das Pflanzenleben ist nur der abnorme Verlust des Laubes, d. h. der zur ungeeigneten Zeit eintretende. Den herbstlichen

---

[1]) Beobachtungen über das Ueberwallen der Tannenstöcke. Bonn 1842.

[2]) Sitzungsber. d. Gesellsch. naturf. Freunde zu Berlin. 16. April 1872.

Blattfall haben wir daher nicht zu berücksichtigen. Auch handelt es sich hier nur um die durch mechanische Eingriffe bewirkte Entlaubung, soweit auf sie der Begriff der Verwundung anzuwenden ist.

Die Blätter gehen den Pflanzen auf mechanische Weise entweder durch Menschenhand verloren, wie bei dem Gebrauche des Laubstreifens (um das Laub zum Füttern des Viehes zu verwenden, beim Einsammeln der Maulbeerblätter, der Blätter des Theestrauches etc.) und beim Abblatten der Rüben etc. Die Blätter vieler Pflanzen werden von Thieren gefressen, sowol von höheren Thieren, als besonders von zahlreichen Insekten, wobei der Blattkörper bald vollständig aufgezehrt, bald nur in verschiedenem Grade verwundet wird. Endlich können heftige Stürme, starke Regengüsse und vor allen Hagelschläge die Blätter abreissen oder verwunden in jeweils verschiedener Form, die man in den späteren Kapiteln, wo von diesen Einflüssen speciell die Rede ist, genauer angegeben findet. Derartige Verwundungen haben für das Leben der ganzen Pflanze nur da eine merkliche Folge, wo entweder der ganze Blattkörper verloren gegangen oder wo derselbe so bedeutend verwundet ist, dass er an der normalen Funktionirung behindert wird und seine Verletzung einem Verluste gleichkommt. Denn die grünen Blätter sind den Pflanzen unentbehrliche Organe, durch welche die Assimilation vermittelt wird; daher muss der Verlust derselben von grossem Einfluss auf die Ernährung und das Wachsthum sein.

Für Kräuter, einjährige, wie perenirende, ist die vorzeitige Entlaubung ungefähr gleichbedeutend mit dem Verlust der ganzen oberirdischen Sprosse, von welchem oben schon die Rede war. Ist die Entlaubung bei ihnen nur eine theilweise, so hat sie eine nach Maassgabe der verlorenen Laubmenge sich richtende kümmerliche Weiterentwicklung und geringere Production zur Folge. Es ist bekannt, dass an den Kartoffeln, Rüben etc. ein einigermaassen starker Verlust von Blättern, mag er durch Raupenfrass etc. oder durch das Abblatten herbeigeführt werden, mit geringerer Ausbildung der Knollen und Rüben und Verminderung des Gehaltes derselben an Stärkemehl, Zucker etc. verbunden ist. Bei den Holzpflanzen erheischen die Folgen der Entlaubung eine etwas weitläufigere Behandlung.

I. Einfluss auf die Lebensfähigkeit und die Wiederbelaubung der Zweige. An den Holzgewächsen ist eine einmalige Entlaubung, auch wenn sie sich auf die ganze Pflanze erstreckt, an sich nicht tödtlich, wenigstens nicht an den mehrjährigen und älteren Pflanzen. Aber gewisse Nachtheile bringt sie jedenfalls mit sich. Die unmittelbare Folge der Entlaubung kann ein Trockenwerden und Absterben des Zweiges sein, welcher die Blätter trug, ohne dass er selbst direkt verletzt worden wäre; dies im Allgemeinen um so eher, je jünger der Trieb zur Zeit der Entlaubung war. Daher kommt es bei Kahlfrass, besonders wenn er zeitig eingetreten ist, vor, dass einzelne Zweiglein oder die Spitzen derselben vertrocknen. Den einjährigen Zweigen älterer Pflanzen verhalten sich hierin junge Sämlinge gleich; diese gehen daher, wenn sie kahl gefressen worden sind, öfters vollständig ein, z. B. Buchensämlinge, welche *Bombyx pudibunda* entlaubt hat[1]). Alle Zweige aber, welche durch den Blattverlust nicht getödtet sind, haben auch die entwicklungsfähigen End- und Achselknospen, welche für das nächste Jahr bestimmt sind, und welche das Wiederausschlagen des Baumes ermöglichen. Nach Verlust des Laubes zeigen nun die Holzpflanzen ein doppeltes

---

[1]) Ratzeburg, Waldverderbniss, II. pag. 193.

Verhalten: entweder beschliesst der Baum mit einem solchen Ereigniss unfreiwillig seine diesjährige Vegetationsperiode, um erst im nächsten Frühlinge wieder auszuschlagen, oder der Baum belaubt sich schon in demselben Sommer, einige Wochen nach dem Kahlfrasse, zum zweiten Male, durch den sogenannten Johannistrieb, d. h. dadurch dass die Anlagen der sonst für das nächste Jahr bestimmten Knospen, welche an den durch den Frass entblätterten Zweigen sitzen, proleptisch (ein Jahr zu früh) zu belaubten Trieben sich entwickeln, besonders die in der Nähe der Zweigspitzen gelegenen Knospen.

Welche dieser beiden Folgen eintritt, hängt theils von der Baumspecies, theils von dem Grade der Entlaubung, theils von der Zeit ab, zu welcher das Ereigniss eintritt. Wiederausschlag findet erst im Nachjahre statt, wenn die Entlaubung ziemlich spät im Sommer erfolgt ist, also wenn die Blätter schon Einiges von assimilirten Nährstoffen gebildet und in den Zweig zurückgeführt haben, die Knospen für das nächste Jahr eine gewisse Entwicklung erreicht haben. Die Thätigkeit der Pflanze beschränkt sich dann darauf, diese Theile noch nothdürftig zur Reife zu bringen, um die Entwicklungsfähigkeit derselben für das nächste Jahr zu sichern. So an der Kiefer nach dem ziemlich spät eintretenden Frass des Fichtenspanners *(Geometra piniaria)*, ebenso an den durch die Nonne *(Bombyx Monacha)* kahlgefressenen Fichten, desgleichen an der Lärche nach der Zerstörung der Nadeln durch die Lärchenmotte *(Tinea laricinella)*, während nach dem Frass der Forleule die Kiefer bald erst im Nachjahre, bald schon im Sommer wieder grünt, je nachdem derselbe später oder zeitiger eingetreten ist. Auch die Buche schlägt, wenn sie von *Bombyx pudibunda* entblättert ist, in demselben Sommer nicht mehr oder nur ganz spärlich wieder aus. Dagegen belaubt sich die Eiche, wenn sie durch Maikäfer oder durch Eichenwickler *(Tortrix viridana)* zeitig kahl gefressen worden ist, in demselben Sommer zum zweiten Male. Auch der Frass der Kiefernblattwespen findet so zeitig statt, dass die Kiefer darnach oft ihre Knospen proleptisch entwickelt[1]).

Die neue Belaubung fällt schwächer aus, als die verloren gegangene war, sowol diejenige, welche sich proleptisch in demselben Sommer entwickelt, als auch die des Nachjahres, und die Schwäche des Baumes in der Zweigbildung und, was damit zusammenhängt, in der Holzbildung, kann selbst mehrere Jahre hindurch merklich bleiben, ehe der Baum sich wieder erholt. Relativ gut setzt die Eiche noch im Frassjahre ihren Wiederausschlag an. Sehr dürftig aber fällt die proleptische Belaubung bei der Linde und Buche nach Insektenfrass aus[2]); es werden nur kurze Triebe mit einem oder wenigen Blättern gebildet. Auch wenn die Belaubung erst im nächsten Frühlinge stattfindet, leidet sie unter den Folgen des vorhergegangenen Blattverlustes, weil viele Knospen nicht die gehörige Ausbildung erlangen, um entwicklungsfähig zu werden, auch der Mangel an Reservenährstoffen keine kräftige Ausbildung der neuen Triebe gestattet. Die spärliche Laubmenge hat zur Folge, dass auch noch in den nächsten Jahren die Zweig- und Laubbildung des Baumes geschwächt bleibt. Besondere Abnormitäten treten dabei an den Coniferen auf. Die Fichte bildet bald spärlich benadelte, bald mit sehr kurzen und sehr dichtstehenden Nadeln bürstenförmig bekleidete Triebe. Die Kiefer zeigt nach Nonnenfrass bisweilen Triebe von eigenthümlicher Form, die RATZEBURG als Pinseltrieb bezeichnet[3]). Es sind dies meist aus den Endknospen der entnadelten Zweige proleptisch entwickelte ganz verkürzte Triebe, die mit einfachen, lanzettlich-linealischen Nadeln beginnen, hin und wieder auch Doppelnadeln zeigen und im Centrum der Knospe ovale grüne Blättchen haben. Wenn die Kiefer durch den Kiefernspinner *(Bombyx*

---

[1]) Vergl. RATZEBURG, Waldverderbniss, I. pag. 155, 170—177, 185, 232 und II. pag. 59, 193.
[2]) Vergl. RATZEBURG, l. c., II. pag. 190—193 u. 340.
[3]) l. c., pag. 146. Taf. 6. Fig. 6.

pini) kahl gefressen ist, so äussern sich die letzten Anstrengungen der Pflanze im Frassjahre selbst in der proleptischen Entwicklung einzelner Seitenknospen zu eigenthümlichen Trieben, Rosetten, wie sie RATZEBURG[1]) genannt hat. Es sind ganz kurz bleibende Triebe, welche dicht stehende, verkürzte und breite, gesägte einfache Nadeln tragen, in deren Achseln bisweilen Nadelpaare erscheinen (Fig. 7.); sie können zu einem Spross auswachsen, an welchem dann die primären Nadeln nach oben verschwinden, während Nadelpaare auftreten, also ein Verhalten, welches mit dem der Kiefernkeimpflanzen übereinstimmt. Meist aber vertrocknen nach einiger Zeit die Rosetten wieder.



Fig. 7. (B. 95.)

Eine aus einer Seitenknospe hervorgegangene **Rosette einer Kiefer** nach dem Frass des Kiefernspinners. Wenig vergrössert. Nach RATZEBURG.

II. Einfluss auf die Holzbildung. Die Entlaubung hat auch auf die Holzbildung, nämlich auf die Stärke und den Bau des Jahresringes einen nachtheiligen Einfluss. Für die Fälle, wo es sich um eine Entblätterung handelt, die nicht in demselben Sommer durch Neubelaubung ersetzt wird, ist aus RATZEBURG's Beobachtungen zu entnehmen, dass wenn der Blattverlust zeitig eintritt, z. B. beim Frass der Forleule, auch der im Frassjahre gebildete Jahresring sehr schmal bleibt[2]), dass dagegen bei spät eintretendem Frass, wie z. B. nach demjenigen des Kiefernspanners, der Jahresring im Frassjahre ziemlich unverändert ist, aber der des Nachfrassjahres sich tief gesunken zeigt[3]). Die Beobachtungen nach Nonnenfrass an der Fichte ergeben, dass die Holzbildung der Zweige stets im Verhältniss zur Bildung der Jahrestriebe steht, mit diesen sinkt und steigt, und dass sogar im Baumstamme die Abnahme der Jahresringe sehr stark und plötzlich eintritt und auch noch in den folgenden Jahren bleibt. Und wenn ein Zweig nur einseitig blättertragende Triebe behalten hat, so ist das Dickewachsthum des Jahresringes auch an dieser Seite einseitig gesteigert.

Wenn aber nach Entblätterung nochmalige Belaubung in demselben Sommer eintritt, so findet auch wirkliche Verdoppelung des Jahresringes statt, eine vielfach behauptete und bestrittene, jüngst von KNY[4]) an mehreren Laubhölzern sicher nachgewiesene Erscheinung. Die durch den plötzlichen Laubverlust bedingte Unterbrechung der Zelltheilungen im Cambium hat die Bildung zweier Holzringe im Laufe des Sommers zur Folge, die an ihrer Grenze die anatomischen Verhältnisse des Herbst- und Frühlingsholzes nachahmen. Es werden also unmittelbar nach der Entlaubung nur einige Schichten radial zusammengedrückter enger Holzzellen gebildet, während nach der Wiederbelaubung die Holzbildung mit den weiten Gefässen und radialgestreckten Zellen beginnt. Doch ist diese Verdoppelung des Jahresringes scharf ausgeprägt nur in den belaubt

---

[1]) l. c., pag. 136. Taf. 6. Fig. 2.

[2]) Vergl. RATZEBURG, Die Nachkrankheiten und die Reproduction der Kiefer nach dem Frass der Forleule. Berlin 1862, und Waldverderbniss, I. pag. 154 ff. Taf. 7—11.

[3]) Waldverderbniss, I. pag. 160.

[4]) Verhandl. des bot. Ver. der Prov. Brandenburg 1879. — Man vergleiche auch die in gleichem Sinne sich äussernden Mittheilungen RATZEBURG's, l. c., II. pag. 154, 190, 232.

gewesenen einjährigen Zweigen selbst zu finden; sie nimmt nach den unteren Internodien hin allmählich ab, um in mehrjährigen Zweigen zu verschwinden.

III. Folgen wiederholter Entlaubung. Eine mehrmals unmittelbar hintereinander sich wiederholende Entlaubung vertragen die Holzgewächse nicht. Diese hat aus bekannten physiologischen Gründen, die auch im Vorhergehenden genügend angedeutet sind, den Tod zur Folge, der bald von oben unter allmählichem Vertrocknen und Absterben der Krone, bald plötzlicher von unten eintritt, indem die Wurzeln und die Cambiumschicht des Stammes wegen mangelnder Zufuhr assimilirter Nahrung von den Blättern aus getödtet werden. Man verfährt daher bei dem Abstreifen oder Abpflücken des Laubes zu Nutzungszwecken nach gewissen Vorsichtsmaassregeln, indem man die Blätter nicht sämmtlich zu gleicher Zeit abpflückt, und die obersten Blätter an den Zweigen sitzen lässt. Wenn man auch auf diese Weise die Pflanze längere Zeit am Leben erhalten kann, so wird doch ihre Entwicklung dadurch sehr beeinträchtigt, es treten ähnliche Erscheinungen ein, wie die oben vom einmaligen totalen Kahlfrass beschriebenen: immer mehr dürre Zweige kommen zum Vorschein, und der Baum nimmt ein schlechtes Aussehen an. Die Folgen einer mehrmaligen totalen Entlaubung zeigen z. B. die entsetzlichen Verwüstungen ausgedehnter Fichtenbestände nach den Frassjahren der Nonne.

VII. Rinde- und Holzverletzung des Stammes.

Wird einem Stamme die Rinde bis zum Splint im ganzen Umfange, wenn auch nur auf einer kleiner Strecke genommen, wie dies in der Gärtnerpraxis und in der Pflanzenphysiologie unter dem Namen des Ringschnittes oder Ringelns seit langem geübt wird, so können Unterbrechungen in der Wanderung der assimilirten Stoffe eintreten, welche auf das Leben der Pflanze von tiefgreifendem Einfluss sind.

Die ungleichen Folgen, welche diese Verwundung bei verschiedenartigen Pflanzen hat, erklären sich aus der Verschiedenheit der einschlagenden anatomischen und physiologischen Verhältnisse, deren Kenntniss wir besonders HANSTEIN[1]) und SACHS[2]) verdanken. Die Experimente des Ersteren haben gezeigt, dass nur bei denjenigen Dicotyledonen, welche innerhalb des Markes keine zerstreuten Fibrovasalstränge und keine Stränge von Cambiform- und Gitterzellen besitzen, der gewöhnliche, seit langem bekannte Erfolg des Ringelschnittes eintritt. Dieser besteht darin, dass wenn der Stamm einer vollbelaubten Pflanze geringelt wird, die Abwärtswanderung der in den Blättern gebildeten assimilirten Nährstoffe durch die Unterbrechung der Rinde aufgehalten wird und am oberen Wundrande zu stärkerer Ernährung des Holzes und der Rinde, nämlich zur Bildung eines dicken Ueberwallungswulstes, bisweilen auch, wenn die Stelle feucht gehalten wird, zur Bildung von Wurzeln Veranlassung giebt, während der untere Wundrand kein Wachsthum zeigt, keine neuen Holzlagen unterhalb der Ringwunde bildet und die Rinde daselbst nicht ernährt wird, vorausgesetzt, dass unterhalb des Ringelschnittes kein Zweig mit grünen Blättern steht, welcher sonst die Theile unter der Wunde ernähren würde. Oft bewirken aber die Nährstoffe, die unterhalb der Wunde noch vorhanden sind, nahe unter der Ringelung Bildung von Adventivknospen, oder schon dort vorhandene schlafende Knospen werden

[1]) PRINGSHEIM's Jahrb. f. wissensch. Bot. II.

[2]) Experimentalphysiologie, pag. 381—386.

geweckt; es tritt also dieselbe Erscheinung ein, als wenn der Stamm ganz abgeschlagen wird. Die Folge ist, dass von nun an auch der unter der Ringelung befindliche Theil des Stammes durch belaubte Triebe ernährt wird. Wenn die Ringelung an jungen Zweigen im Frühjahre, bevor die Knospen sich geöffnet haben, ausgeführt wird, so treiben zwar die Knospen, die oberhalb des Ringelschnittes sich befinden, aus, indem das in ihnen und in ihrer Nähe im Zweige abgelagerte Reservestoffmaterial dazu hinreicht; aber sie entwickeln sich weiterhin schwächlich, die Triebe bekommen wenig und kleine, blassgrüne Blätter, während die Knospen unter der Ringelung kräftiger wachsen und normale Triebe liefern. Ist die Ringelung sehr nahe unter der Zweigspitze angebracht, so sterben die Knospen über derselben bald nach dem Austriebe ab. Diese Thatsachen beweisen, dass im Frühjahre zur Ernährung der Knospen gewisse Reservenährstoffe aus dem Stamme zugeführt werden, deren Leitung durch die Entfernung der Rinde unterbrochen wird, und dass umgekehrt im Sommer die Blätter vollbelaubter Aeste und Baumkronen neue assimilirte Stoffe erzeugen, welche dem Stamme zur Ernährung zugeführt und auf diesem Wege ebenfalls durch Ringelung der Rinde aufgehalten werden.

Es giebt Dicotyledonen, in deren Stamm innerhalb des Markes Fibrovasalstränge (Piperaceen, *Mirabilis* etc.) oder nur Stränge von Cambiform- und Gitterzellen (Asclepiadeen, Apocyneen, Solanaceen) verlaufen, und bei den Monokotyledonen sind im Marke zerstreut stehende Fibrovasalstränge die gewöhnliche Regel. Bei allen Pflanzen von dieser anatomischen Structur wird durch die Unterbrechung der Rinde des Stammes die Zuleitung der plastischen Stoffe nach den unteren Theilen nicht unterbrochen; an den letzteren findet weitere Ernährung und Neubildung statt. Sachs gab die richtige Deutung dieser Thatsachen, indem er zeigte, dass die Kohlenhydrate (Stärkemehl, Zucker und dergl.) vorwiegend in den Parenchymzellen rings um die Gefässbündel, bei den Holzpflanzen auch im Holzkörper, die stickstoffhaltigen Bestandtheile in den Cambiform- und Gitterzellen, welche den Weichbast aller Gefässbündel, also auch den inneren Theil der Rinde bei den Dicotyledonen ausmachen, geleitet werden. Da nun zur Ernährung beide Arten von Stoffen nothwendig sind, so kann Ernährung nicht stattfinden, wo die die stickstoffhaltigen Substanzen leitenden Gewebe vollständig unterbrochen sind, d. h. bei Ringelung der Rinde solcher Pflanzen, die im Marke keine Fibrovasal- oder Cambiformstränge haben. Eine vollkommene Scheidung der Kohlenhydrate und der stickstoffhaltigen Verbindungen auf die beiden Gewebeformen findet jedoch nicht statt, denn ebenso wie wir wissen, dass im Weichbaste kleine Stärkemengen transportirt werden, ebenso gewiss ist es, dass auch im Holze mit den Kohlenhydraten etwas stickstoffhaltige Substanz wandert. In den meisten Fällen genügen aber die geringen Quantitäten der letzteren nicht, um eine Ernährung der unter der Wunde liegenden Theile auf irgend längere Zeit zu bewirken. Darum sterben Bäume, die ringsum entrindet sind, meistens in kurzer Zeit ab. Diesem Schicksal können sie entgehen, entweder wenn es ihnen gelingt unter der Wunde einige Knospen zum Austrieb zu bringen, oder wenn eine wirkliche Regeneration der Rinde aus dem stehengebliebenen Cambium erfolgt, oder wenn der Ueberwallungswulst, der sich am oberen Wundrande bildet, zeitig genug die Wundfläche überzieht und wieder die Verbindung mit dem unteren Theile herstellt (also wenn die Ringelwunde sehr schmal ist), welche Vorgänge bei der Wundheilung näher zu besprechen sind. Aber bisweilen genügt doch die Zufuhr von stickstoffhaltigen Bestandtheilen durch das blosse Holz, um die unteren Stamm-

theile und die Wurzeln soweit zu ernähren, dass der Baum noch einige Zeit, selbst mehrere Jahre am Leben bleibt. Man sieht bisweilen junge Bäume, welche ringsum entrindet sind und deren Krone dennoch voll und frisch belaubt ist und welche auch an den unteren Wundrändern Ueberwallungen zeigen, ohne dort irgend einen laubtragenden Trieb zu besitzen, zum Beweise dass das Holz allein zur Abwärtsleitung der assimilirten Nährstoffe genügte. Dasselbe beweist ein Ringelungsversuch SORAUER's[1]), wobei ein Kirschenzweig in der Länge eines Fusses der Rinde entblösst, am oberen und unteren Wundrande auch noch das junge Holz mit weggenommen wurde und dennoch der mittlere isolirte Theil eine neue Rinde durch Regeneration erzeugte.

Wenn die Entrindung nur einseitig ist, nicht um den ganzen Umfang des Stammes geht, so tritt, da die Communication der leitenden Gewebe nicht unterbrochen ist, auch keine Atrophie der unteren Theile ein. Ebensowenig ist dies der Fall, wenn Rindenwunden abwechselnd rechts und links übereinander hergestellt werden oder wenn ein Rindenstreif spiralig den Stamm umlaufend abgenommen wird, weil die Wanderung der Stoffe auch in schiefer Richtung stattfinden kann. Nur findet hier immer eine relativ stärkere Ernährung des oberen Ueberwallungswulstes statt, worin sich wiederum die Abwärtswanderung der in den Blättern gebildeten assimilirten Stoffe ausspricht.

Die hier theoretisch behandelten Formen der Stammwunden finden wir nun auch in den verschiedenen Verletzungen, von denen die Holzgewächse gewöhnlich betroffen werden. Des Ringelschnittes der Pflanzenphysiologen und der Gärtner wurde schon Erwähnung gethan. Weiter ist hier zu nennen die als Schälen bezeichnete Entrindung, welche durch die Schuld des Menschen, aus Unvorsichtigkeit oder Muthwillen geschieht, besonders zur Frijahrszeit, wo sich wegen des Saftreichthumes der Cambiumschicht die Rinde mit Leichtigkeit löst. Beim Holzrücken an Berghängen, durch Wagenräder, durch Tritte der Thiere auf Viehtriften, durch Anprällen (Anschlagen mit dem Axtrücken, um das Herabfallen der Raupen zu bewirken), beim Baumschlag durch die stürzenden Stämme werden locale Entrindungen und Quetschwunden an den unteren Stammtheilen und flachliegenden Wurzeln, durch den Hagelschlag solche an dünneren Aesten hervorgebracht. Auch bei Grünästung, wenn sie zur Saftzeit ausgeführt wird, wird die Rinde wegen ihrer um diese Zeit leichten Ablösbarkeit, oft in Streifen mit abgerissen oder losgelöst, wenn nicht vorher von unten her in den Ast eingehauen wird, um das Abreissen der Rinde zu verhüten. Hierher gehören auch die Einschnitte in die Rinde, die in Form von Zeichen und Inschriften gemacht werden, desgleichen das im Obstbau übliche sogenannte Schröpfen, Längseinschnitte in die Rinde der Stämme, um den Rindedruck des in die Dicke wachsenden Stammes zu mindern. Alle diese localen Wunden haben für die Pflanze meist auch nur eine locale Bedeutung; wie unten näher ausgeführt wird, heilen dieselben entweder durch Ueberwallung oder Regeneration von Rinde, oder sie haben, insofern es eigentliche Quetschwunden sind, bei denen die durch den Druck getödteten Rindetheile auf der Wunde haften bleiben, wegen der an diesen eintretenden Fäulniss leicht Zersetzungserscheinungen zur Folge.

Hierher würden auch die Verwundungen zu rechnen sein, welche durch fremde Körper hervorgebracht werden, die sich in Berührung mit den Stämmen befinden und in Folge des Dickewachsthums der letzteren sich in diese eindrücken, also wenn Stämme von dem holzigen Stengel einer Schlingpflanze umwunden

---

[1]) Verhandl. d. bot. Sect. d. 45. Versamml. dtsch. Naturforsch. etc. zu Leipzig, 14. August 1872.

sind, wenn ein Draht um sie geschlungen war, wenn sie Stackete, eiserne Stäbe und dergl. berühren. Betrifft letzteres dicke Baumstämme, so werden die fremden Körper allmählich durch Ueberwallung eingeschlossen. Jüngere Stämmchen und Aeste können vermöge ihrer Biegsamkeit nachgeben; aber häufig werden hier durch die vom Winde veranlasste fortwährende Reibung an dem fremden Körper lange offen bleibende Wundstellen erzeugt.

Von tieferen Einflüssen sind meist diejenigen Verwundungen, welche zum Zwecke der Harzgewinnung an mehreren Coniferen vorgenommen werden. An den Fichten wird im mittleren Deutschland, besonders in Thüringen Harz gewonnen, durch sogenanntes Harzscharren, indem man dem Stamme an einer oder an mehreren Seiten Rindestreifen bis auf das Holz nimmt. In diesen Rinnen (Lachten oder Laachen) sammelt sich der ausfliessende Terpenthin, den man nach einiger Zeit mit einem Scharreisen herauskratzt, worauf die Lachten breiter gemacht, d. h. die inzwischen entstandenen Ueberwallungswülste wieder abgeschnitten werden. Dies wird alle zwei Jahre wiederholt und lange fortgesetzt. Bei der Gewinnung des Terpenthins von Bordeaux aus *Pinus Pinaster* in der Provence, des Terpenthins aus *Pinus nigricans* in Oesterreich und aus verschiedenen Arten von *Pinus* in Canada wird in die äussersten Holzschichten eine höchstens 8 Centim. tiefe Kerbe eingehauen und die Wundfläche von Zeit zu Zeit durch Wegnahme einer dünnen Holzschicht erneuert, um neuen Harzfluss hervorzurufen. Die Gewinnung des venetianischen Terpenthins aus der Lärche beruht darauf, dass man Bohrlöcher bis gegen die Mitte des Stammes anbringt, in welche dann hölzerne Rinnen gesteckt werden, oder die man mit einem Zapfen verschliesst, um sie auszuleeren, wenn sie sich mit Harz gefüllt haben. Im südlichen Tyrol soll in jeden Stamm nur ein Bohrloch, im Thale Saint Martin in Piemont deren mehrere in verschiedenen Höhen angebracht werden. Es ist bei allen diesen Harzgewinnungen die Erfahrung gemacht worden, dass in je grösserer Zahl solche Wunden an einem Stamm gemacht werden, sie um so nachtheiliger für die Bäume sind: es treten die unten zu besprechenden Zersetzungserscheinungen des Holzes ein; die Bäume kränkeln, zeigen schlechten Zuwachs, und ihr Holz wird als Bauholz untauglich und kann nur zum Brennen und Verkohlen benutzt werden. Dagegen wird bei der Gewinnung des Strassburger Terpenthins aus der Weisstanne und des canadischen Balsams aus *Pinus canadensis* keine Holzverletzung vorgenommen; indem hier der Terpenthin in Harzbeulen in der Rinde vorkommt und aus diesen aufgefangen wird[1]).

Wildschäden. Von solchen gehören hierher das Schälen der Hirsche, d. i. die mittelst der Schneidezähne zum Zwecke des Aesens im Winter und Frühjahr bewirkte Entfernung eines Rindelappens, welcher zuerst unten gelöst und dann in die Höhe gezogen wird. Das Fegen der Hirsche und Rehböcke, wobei dieselben an jungen Stämmen mit dem Gehörn auf und niederfahren, um die Hautbekleidung desselben abzureiben, ist auch eine Entrindung, wobei aber Ueberreste der halb gelösten Rinde an den Rändern der unverletzten stehen bleiben in Form von Lappen oder kleineren trockenen, gekräuselten Fetzen. Hinsichtlich dieser Verwundungen sind wir hauptsächlich auf die folgenden Angaben RATZE-

---

[1]) Vergl. über die Harzgewinnung: H. v. MOHL, Ueber die Gewinnung des venetianischen Terpenthins, Bot. Zeitg. 1859, pag. 432, wo auch die ältere Literatur zu finden; ferner SCHACHT, Der Baum, pag. 334; MEYEN, Pflanzenpathologie, pag. 238 und R. HARTIG, Zersetzungserscheinungen des Holzes. Berlin 1878, pag. 73.

BURG's[1]) angewiesen. Das Schälen geschieht oft in umfassender Weise, so dass in manchen Beständen alle Stämme davon betroffen werden. Aber das Wild schält nicht in allen Gegenden; nur dort, wo es einmal damit begonnen hat (an gefällten Stämmen soll es dies zuerst probiren), wird es ihm zur Gewohnheit. Die liebste Holzart ist dem Wild die Fichte, die im 25- bis 50jährigen Alter angegriffen wird; Kiefern werden wegen ihrer zeitig sich entwickelnden Borke mit 3 bis 5, Lärchen meist mit 12 bis 14 Jahren geschält. Auch Laubhölzer, wie Esche und Eiche werden angegangen. Durch das Fegen wird gewöhnlich die Rinde ringsum und auf eine lange Strecke beschädigt, während das Schälen, welches in Kopf- und Brusthöhe geschieht, meist einseitig ist; doch kommen auch doppelte und dreifache Schälwunden auf gleicher Höhe und mitunter auch Ringschälung vor. Im Winter, wo die Rinde sich nicht leicht löst, sind die Wunden nicht so gross, wie beim Schälen im Frühling und Sommer, wo das Wild die Rinde in grossen Lappen ablöst. Oft wiederholt sich das Schälen in den nächsten Jahren, dann geschieht es natürlich der ersten Schälstelle, die noch nicht geheilt ist, gegenüber, darauf im rechten Winkel zu den beiden vorhergehenden. Bei den Nadelhölzern ist die Schälwunde im ersten Jahr mit Harz bedeckt, wie überzuckert; später bilden sich von den Rändern aus die Ueberwallungen, welche die Wundfläche nach einiger Zeit schliessen können. Noch im späteren Alter erkennt man am Querschnitt des Stammes, zu welchen Zeiten Schälen stattgefunden hat; eine Bräunung an der Peripherie des Kernes und die Form der darüber gehenden Ueberwallung zeigen an, wie gross die Wunde war. Fand das Schälen im Winter statt, so ist der letztgebildete Jahrring vollständig; trat es im Sommer ein, so ist derselbe an der geschälten Stelle schmäler geblieben. Weiteres unten bei der Ueberwallung. Bei den Nadelhölzern, besonders bei Kiefer, Fichte und Tanne findet nach RATZEBURG im Holze der Wunden eine abnorme Harzbildung statt. Das Holz der über die Wundfläche sich lagernden Ueberwallung verkient allmählich, bisweilen auch unter Auftreten grosser Harzgänge (Kienkrankheit), und selbst im letzten Ringe des Kernes, der vor der Verwundung normal gebildet worden war, erscheint Harz in den Markstrahl- und Holzzellen. Einseitige Schälwunden heilen meist durch Ueberwallung und haben dann für den Baum keine weitere Gefahr. Ungünstig aber ist die Ringschälung: es treten zwar oft starke Ueberwallungen am oberen Rande der Wunde ein, aber die Verbindung mit dem unteren Rande ist nicht herzustellen, und der Wipfel stirbt dann ab. Die Neigung der Lärche, Adventivknospen zu bilden, zeigt sich auch bei der Ueberwallung ihrer Schälstellen; an den vielfach gewundenen und genarbten Ueberwallungsmassen bilden sich oft, nahe der Schlussstelle, die unten zu beschreibenden Maserknollen, die aus Adventivknospen hervorzugehen scheinen.

Das Nagen, welches durch Nagethiere hervorgebracht wird, ist eine Entrindung der Baumstämme. Hasen und Kaninchen benagen besonders im Winter bei Schnee Wald-, Obst- und Gartenbäume. Noch schädlicher aber können an Forstgehölzen die Mäuse werden. Mäusenagen findet besonders am Laubholz, wie Buche, Birke, Esche etc., statt und zwar am Grunde des Stammes, selten höher als 30 Centim. und meist ringsum gehend. Vorzugsweise greifen diese Thiere jüngere Hölzer an; doch hat man während der Mäuseplage im Herbst 1878 in den Gegenden der Saale beobachtet, dass die Mäuse sogar die Borke alter Bäume

---

[1]) l. c. I. pag. 201, 267. Taf. 20—22, 31—32 und II. pag. 33, 73, 168, 284. Taf. 41.

verwundet haben. Die Rinde jüngerer Stämme wird zum grössten Theil abgenagt, die Zahnspuren dringen bis ans Holz. Bisweilen entziehen sich die Nagestellen im hohen Grase dem Auge. Die Folge ist entweder ein rasches Absterben des Stammes über der Wunde, wobei sein Laub im Sommer gelb wird. Dafür bilden sich unter der Wunde Stockausschläge, die den Stamm zu ersetzen suchen, was immer um so kräftiger und schneller geschieht, je vollständiger der Oberstamm abgestorben ist, daher auch das Abschneiden desselben rathsam ist. Oft aber erhält sich auch der Stamm über der Wunde am Leben; er bildet dann am oberen Wundrande einen Ueberwallungswulst, und nicht selten regenerirt sich die Rinde auf dem entblössten Holze stellenweise, indem sich inselartige Granulationen bilden. Aber auch dann tritt unter der Wunde Stockausschlag auf; der Oberstamm kränkelt dann wol Jahre lang unter Bildung geringeren und bleicheren Laubes und geht endlich zu Grunde, seltener bringt er es selbst zu einem neuen Wipfel[1]) An einer tief am Grunde durch Mäuse geringelten Birke beobachtete RATZEBURG Wurzeln, die in Folge der Feuchtigkeit in dem hohen Grase aus der Ueberwallungswulst am oberen Wundrande entstanden waren und dem Boden zustrebten, und also an gleiche Resultate bei den künstlichen Ringelungsversuchen erinnern. Sehr dünne Stämmchen können durch das Nagen vollständig abgeschnitten werden.

Die Eichhörnchen bringen Entrindung hervor in den Wipfeln der Kiefernstangen, sowie der Lärchen, wo sie übereinstimmend mit der Richtung, in der sie zu klettern pflegen, den Stamm oft in einer Spirallinie entrinden bis auf den Splint. Bei den Kiefern schwillt darnach die Basis des Zweigquirles über der Wunde an, und ebenso verdickt sich der untere Rand des stehengebliebenen Spiralstreifens der Rinde auffallend stärker unter Bildung von Aussackungen und Narben, so dass der Stamm dem schönsten physiologischen Ringelungspräparate nicht nachsteht[2]). Das entblösste alte Holz verkient. Die endliche Folge mag wol auch Absterben des Wipfels sein.

Insektenschäden. Ein wirkliches Schälen bewirken nach RATZEBURG[3]) die Hornissen an Eschenstämmen und -Zweigen, vom Juli bis October; die Thiere nagen, sowol nach oben wie nach unten vorwärtsrückend, entweder nur kleine Rindestückchen ab, die bisweilen nicht einmal bis auf den Splint gehen, oder grössere Partien, den Stamm förmlich schälend oder ringelnd. Die Folge ist eine Ueberwallung der Wundränder, bei Ringelung ein allmähliches Kümmern und Absterben des Oberstammes unter kräftiger Triebbildung unterhalb der Wunde. — Unter denjenigen Insekten, deren Thätigkeit in einem Bohren in der Rinde oder im Holze besteht, stehen obenan die Borkenkäfer, deren zahlreiche Arten theils Nadelhölzer, wie Fichten, Kiefern, Tannen, Lärchen, theils Laubhölzer, wie Birken, Buchen, Eichen, Eschen, Rüstern, Linden und Obstbäume bewohnen. Die meisten dieser Käfer bohren innerhalb der Borke bis zum Bast und zum Cambium Gänge. Sie fliegen im Frühjahre den Bäumen an, Männchen und Weibchen bohren sich ein und nagen zunächst eine grössere Höhlung. Von dieser aus werden die sogenannten Muttergänge gefressen. Bei manchen Borkenkäfern laufen dieselben in lothrechter Richtung, daher Lothgänge genannt. Diese haben ausser dem Bohrloche gewöhnlich noch 2 bis 4 Oeffnungen (Luft-

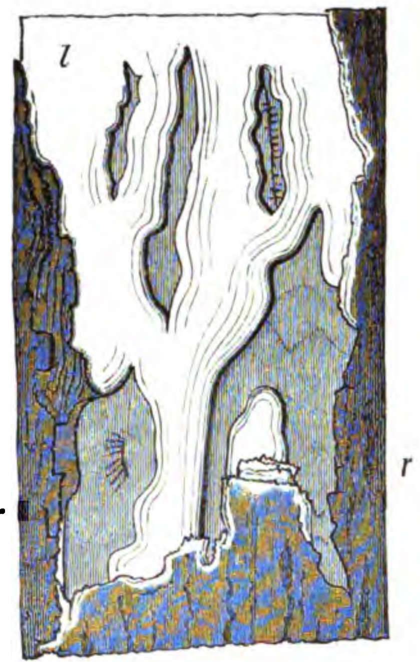
[1]) Vergl. RATZEBURG. l. c. II. pag. 204. ff., 228, 285. Taf. 44.
[2]) Vergl. RATZEBURG l. c. I. pag. 209. Taf. 19, und II. pag. 79.
[3]) l. c. II. pag. 276 ff., Taf. 47.

löcher). Rechts und links an den Seiten des Mutterganges beisst das Weibchen ein Löchelchen, in welches das Ei gelegt wird. Die aus den Eiern kommenden Larven fressen nun recht- oder spitzwinkelig vom Muttergange abgehende Gänge (Larvengänge), in deren breiter werdendem Ende, der sogenannten Wiege, die Larve sich verpuppt. Die fertigen Käfer verlassen die Wiege durch ein Flugloch, welches sie durch die Borke nach aussen fressen. Andere Borkenkäferarten machen die Muttergänge sternförmig auseinanderlaufend (Sterngänge), wieder andere legen sie in wagerechter oder wenig schiefer Richtung an (Wagegänge). Wenige Borkenkäfer bohren ins Holz, wie *Bostrichus lineatus*, der in allen Nadelhölzern vorkommt und sich gleich durch die Rinde mehrere Centimeter tief ins Holz frisst und hier die Gänge um die Jahresringe herum anlegt, welche, da die Höhlung an ihrer Seite, in der die Larve frisst, nicht grösser als die Puppe wird, das Aussehen einer Leiter bekommen (Leitergänge). Dieser sowie einige andere Arten, die im Holze der Eiche leben, können vielleicht nur jüngeren Hölzern verderblich werden. Die rindebewohnenden Borkenkäfer aber sind die schädlichsten, und unter diesen steht, was den extensiven Schaden anlangt, den er anrichtet, indem er grosse Bestände verwüsten kann, der grosse Fichtenborkenkäfer (*Bostrichus typographus*) obenan. Die von ihm bewirkte Krankheit wird Trockniss, Baumtrockniss oder Wurmtrockniss genannt. Der Käfer geht sowol lebendes als abgestorbenes Holz (Klaftern, Brunnenröhren, Schnee- und Windbrüche u. dergl.) an. Unter den stehenden Bäumen werden nach RATZEBURG[1]) anfänglich kranke den gesunden vorgezogen; und zwar werden besonders 80- bis 100jährige Stämme, weniger gern solche unter 50 Jahren, zuletzt aber selbst die schwächsten Stangenhölzer befallen. Der grosse Fichtenborkenkäfer macht Lothgänge, während der häufig mit ihm zusammen vorkommende kleine Fichtenborkenkäfer (*B. chalcographus*) Sterngänge frisst. Die Folgen des Frasses sind je nach der Heftigkeit des Angriffes sehr verschieden: entweder stirbt der Baum noch in demselben Jahre ab, wobei die Nadeln roth werden oder wol auch sehr schnell, noch grün, abfallen oder auch noch bis zum Winter grün am Baume bleiben, die Borkenschuppen etwas abblättern und auch oft Harzfluss eintritt; oder der Baum kann bei nicht zu heftigen Angriffen noch Jahre lang fortleben. Bei Laubbäumen kommen nach Borkenkäferfrass ebenso verschiedene Grade der Erkrankung vor; bei langsamem Verlaufe tritt Bildung spärlicherer Triebe und mangelhaftere Belaubung ein und endlich schlägt der Baum im Frühjahre nicht wieder aus, weil er todt ist, die Rinde an den Fraassstellen ist abgestorben und fällt oft in grossen Stücken von den Stämmen ab, z. B. bei den Rüstern.

Ueber die inneren Vorgänge, besonders über das Verhalten der Cambiumschicht bei Borkenkäferfrass scheint in der Literatur keine Angabe vorhanden zu sein. Ich habe an einer vierzehnjährigen Rüster den Einfluss eines minder heftigen Angriffes, nach welchem der Baum noch am Leben blieb, untersuchen können. Der erste Frass hatte im Frühjahr 1876 stattgefunden, ohne den Tod zu bewirken. Bis zum Sommer 1877 hatte ein erneuerter Frass den Baum getödtet, der nun gefällt und auf die Verhältnisse des Vorjahres untersucht werden konnte. Im Frühjahre 1876 waren an vielen, aber isolirten, durch intacte Partien getrennten Stellen die Gänge angelegt worden: kurze Lothgänge mit etwas divergirend abgehenden Larvengängen. Dieselben gingen meist bis zur Cambiumschicht, so dass sogar auf dem Holze oft eine Spur der Figuren der Gänge zu sehen war. Die Cambiumschicht war nur auf jedem Flächenraume, wo ein Muttergang mit seinen Larvengängen angelegt worden war, abgestorben. Der Baum konnte in diesem Sommer nur einen ungewöhnlich dünnen Jahresring bilden; dieser war aber an den eben bezeich-

[1]) Forstinsekten, I. pag. 139 ff.

neten Stellen unterbrochen. Die Unterbrechungen waren überall elliptische oder etwas eckige oder sternförmige Stellen von derselben Ausdehnung, die ein vollständiger Gang mit Larvengängen einnimmt, nicht selten sogar noch die Spuren der letzteren auf dem nicht bedeckten Holz des Jahres 1875 zeigend (Fig. 8). Die eine solche Holzblösse umgebenden Ränder der neuen Splintlage waren gegen die Wunden hin convex und mit neuer Rinde überzogen: sie stellten also, bedeckt von der alten Stammrinde, kleine Ueberwallungen dar, welche die Holzblössen wieder zu überziehen trachteten. Es zeigt dies, wie nach einem nicht lethalen Borkenkäferangriff der Holzzuwachs vermindert, in welchem Umfange die Cambiumschicht getödtet wird und wie eine Heilung sich anbahnt. Heftigere Angriffe werden tödtlich, weil sie Cambium und Rinde auf grossen Strecken zum Absterben bringen.



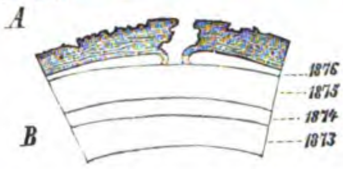


Fig. 8. (B. 96.)
Rüster nach überstandenem Borkenkäferfrass in Heilung begriffen. A Partie des Stammes; die Rinde rr grösstentheils abgenommen, um die nach dem Frass gebildete jüngste Splintschicht l zu zeigen, welche die 5 Fraßwunden zu überwallen sucht, auf denen das alte dunklere Holz noch entblösst ist und stellenweise noch Spuren der Gänge erkennen lässt. Etwas verkleinert. B Durchschnitt des Stammes an einer Stelle, wo Frass stattgefunden hat und der jüngste Jahresring die Ueberwallung beginnt. Dieser Ring des Frassjahres 1876 durch grosse Schwäche hervorstechend.

Zu den rindebohrenden Insekten gehört ferner die Kiefernmotte *(Tinea sylvestrella)*, welche einen Baumschaden verursacht, über den Ratzeburg[1]) berichtet. Im Volke wird das Uebel Krebs oder Brand, oder Räude, in Böhmen, wo es besonders bekannt ist, bei den Deutschen Schörbel, bei den Czechen Kozor genannt. Die Raupen greifen sowol gesunde, als auch kränkelnde Bäume, letztere besonders nahe an alten dürren Wipfeln an, und bohren sich in die Rinde ein, am liebsten an den Astquirlen. Diese Stellen erscheinen von aussen grindig wegen der braunen bis schwarzen, gekrümmt abstehenden Borkenschuppen und Harzpusteln. In der Rinde sind Gänge gefressen; sie ist hier braun trocken, brüchig und verharzt. An diesen Stellen ist wahrscheinlich auch die Cambiumschicht afficirt und unthätig. Es werden daher diese Stellen von der Seite her durch bogenförmige Holzschichten überwallt. Nicht bloss in diesen Ueberwallungsschichten tritt Harzbildung auf, sondern auch an dem Stammstück unterhalb des Quirles, und zwar mehrere Jahresringe weit nach innen, so dass also das Verharzen in älteren Jahresringen nachträglich eintritt. Ueber der Frassstelle ist die Rinde ungewöhnlich stark und saftig, auch das Holz oft verdickt, offenbar die gewöhnlichen Erscheinungen über einer Stammwunde. In der Regel soll aber endlich der Wipfel über der Frassstelle absterben, und an den gelben Nadeln, die er bekommt, die Krankheit schon von Ferne erkennbar sein. — An den Fichten und Tannen wird nach Ratzeburg[2]) die Rinde verwundet durch die Raupe des Fichtenrinden-

[1]) l. c. I. pag. 197 ff. Taf. 18.
[2]) l. c. I. pag. 262 ff. Taf. 30.

wicklers *(Tortrix dorsana)*, welche vorzüglich an den Quirlen zwischen den Aesten jüngeren Holzes bisweilen in grosser Anzahl sich einbohrt. Auch hier bildet der Stamm über dem befallenen Quirl einen Ueberwallungswulst, in welchem die Jahresringe verdickt sind, während darunter dies nicht der Fall ist; auch hier entstehen oben wie unten viel Harzkanäle im Holze, und zwar in allen Holzringen, auch in den älteren; auch die Rinde verharzt. Wenn der Frassgang den Stamm ganz umklammert, so stirbt der Wipfel über der Wunde unter Rothwerden ab. — Wenn der vom Kiefermarkkäfer *(Hylesinus piniperda)* angebohrte Trieb am Leben bleibt, so bildet sich eine Ueberwallung, welche den Kanal ausfüllt, und der Trieb schwillt zum Keile an. Die über der Anschwellung befindlichen Knospen entwickeln sich zunächst mit verkürzten Nadeln; erst im nächstfolgenden Jahre kommen wieder normale Nadeln[1]. — Die grosse Waldameise *(Formica herculeana)* dringt nach R. HARTIG[2]) oft in Wunden, die am Fusse der Baumstämme sich befinden, ein und höhlt das Innere des Stammes von unten an bis zu einigen Metern Höhe aus. Die grossen Gänge verlaufen besonders im Frühjahrsholz, so dass die concentrischen schmalen Herbstholzschichten allein übrig bleiben und das Holz rasch weiter ausfault.

VIII. Verletzung der Blätter, Blüthen und Früchte.

1. Blattwunden. Die Blätter behalten bei den verschiedensten Verstümmelungen, wenn man von einem meist schmalen Wundrande absieht, im übrigen sehr oft ihre normale Beschaffenheit bei. Dies gilt jedoch nur unter der Voraussetzung, dass nicht Umstände eintreten, welche die unten zu besprechende Heilung der Wundränder vereiteln und ein weiter um sich greifendes Absterben und Verderben des Pflanzengewebes verursachen. Man darf dann solche Erscheinungen nicht für Folgen der Verwundung an und für sich halten; letztere können nur studirt werden, wenn das Blatt sich in relativ trockener Luft befindet und Fäulnissorganismen sich nicht an der Wunde angesiedelt haben. Die im Folgenden angegebenen Thatsachen ergeben sich theils aus den Erfolgen absichtlich zu diesem Zweck vorzunehmender Verwundungen, theils aus der Durchsicht der mannigfaltigen Verletzungen, die aus natürlichen Anlässen eintreten. Zu den letzteren gehören in erster Linie die Beschädigungen, welche zahlreiche Insekten ausüben, ferner die, welche der Hagelschlag verursacht, und endlich die, welche sich die Pflanzen gegenseitig zufügen.

Dass das Letztere in grösserer Ausdehnung vorkommen kann, zeigte mir die Beobachtung eines Roggenfeldes, in welchem allgemein die Blätter der Roggenhalme durch kleine helle, kranke Flecken auffielen. Letztere zeigten ausnahmslos auf ihrer Mitte eine kleine Wunde, an welcher die Epidermis durchstochen und das Mesophyll verletzt war. In den meisten Wunden fand sich ein fremder Körper, der bei allen gleich war: ein lang kegelförmiges, sehr spitziges, starres, farbloses, dornenähnliches Körperchen; es waren abgebrochene starre Haarzellen der Grannen der Roggenähren, die bei der Bewegung des Getreides im Winde sich in die Blätter eingespiesst hatten, dabei meist abgebrochen und in der Wunde stecken geblieben waren. Stürmisches, regnerisches Wetter hatte kurz vorher geherrscht.

Tödtlich für die Blätter im Allgemeinen sind selbstverständlich solche Verwundungen, welche den organischen Zusammenhang mit der Pflanze erheblich alteriren, wenn also der Blattgrund oder der Blattstiel so weit angefressen ist, dass die Communication der Fibrovasalstränge gestört ist. Das Blatt welkt oder

---

[1]) l. c. I. pag. 125.

[2]) l. c. pag. 73.

verdorrt dann bald. Ist aber dieser Zusammenhang intact, so kann das Blatt meistens einen grossen Theil seiner Masse durch Verwundung verlieren ohne seine Lebensfähigkeit einzubüssen, und man kann vielleicht im Allgemeinen sagen, dass erst der Verlust von mehr als der Hälfte der Blattmasse tödtlich wird. Es kommen jedoch dabei auch die verschiedenen Gewebe des Blattes in Betracht. Das eben Gesagte darf wol gelten, wenn dem Blatte ganze Stücken weggeschnitten werden und das Bleibende übrigens nicht verletzt wird. Wenn aber z. B. von dem Blatte einer Dicotyledone mit starken Rippen und Nerven das ganze Mesophyll, welches an Masse nur den kleineren Theil ausmacht, z. B. durch Blattkäfer aufgefressen wird, welche die Blätter oft in dieser Weise förmlich skelettiren, dann functionirt das Blatt nicht mehr und wir sehen das stehengebliebene Rippen- und Nervengerüst bald vertrocknen, denn eine Regeneration des Mesophylls ist nicht möglich.

Nach Verwundungen jeder anderen Art, insbesondere nach Durchlöcherung, Zerreissen oder Abreissen einzelner Stücke, kann das Blatt fortleben. Ein Wiederzusammenwachsen der zerrissenen Theile, eine Regeneration des verlorenen Stückes, ein Verwachsen eines Loches finden nicht statt, etwa mit Ausnahme der kleinsten Stichstellen, worüber Näheres bei der Wundenheilung. Alle diese Unterbrechungen, selbst diejenigen der Mittelrippe schaden nichts; die Nahrungszufuhr zu den einzelnen Theilen kann dann noch durch die zusammenhängende Parenchymmasse stattfinden. Noch weniger können schaden Stichwunden quer durch das Blatt, wie man sie mittelst Nadeln erzeugen kann oder wie sie manche Insekten, z. B. Rüsselkäfer, hervorbringen und mit denen die Blätter oft ganz bedeckt sind, ohne dadurch in ihrem Leben beeinträchtigt zu werden. Nur wird selbstverständlich die Function solcher Blätter, besonders was die assimilirende Thätigkeit anlangt, im Verhältniss zu der verloren gegangenen Mesophyllmasse Abbruch erleiden.

Etwas anders ist der Erfolg der eben genannten Verwundungen an jugendlichen, noch wachsenden Blättern. Das durch die Verletzung gestörte Gewebe des Wundrandes kann sich nicht an der Flächenausdehnung betheiligen, welche in den entfernteren umliegenden Partien in Folge des Wachsthums eintritt. Die Folge ist, dass um die Wunde unregelmässige Faltungen eintreten oder das ganze Blatt in seiner normalen Formbildung mehr oder weniger behindert wird, also dass überhaupt Verkrüppelungen des Blattes eintreten.

Ausser den Blattwunden, welche quer durch die ganze Blattmasse hindurch gehen, kommen auch solche vor, bei denen nur einzelne Gewebe einer Blattstelle verletzt werden. Es handelt sich hier besonders um die Epidermis einerseits und das Mesophyll andererseits. Ich habe an Blättern von *Leucojum vernum* von der Unterseite Streifen der Epidermis ohne sonstige Verletzung abgezogen und keinen schädlichen Einfluss darnach bemerkt, sogar das entblösste Mesophyll der Wunde, deren Zellen dabei bekanntlich nicht verletzt werden, blieb unverändert grün und lebendig. Wo aber die Epidermis fester mit dem unterliegenden Mesophyll verwachsen ist, lässt sich erstere kaum ohne Verletzung der Zellen des letzteren entfernen, und dieses zeigt sich dann an der Wunde abgestorben und gebräunt. So wird oft die obere Blattseite von gewissen Insekten stellenweise angenagt oder abgeschabt, allerdings mehr oder minder unter Anfressen des Mesophylls selbst, und zeigt darnach entsprechende gebräunte und abgestorbene Stellen, die gewöhnlich quer durch das Blatt hindurch gehen. Die Minirraupen fressen das Mesophyll unter Stehenbleiben der beiderseitigen Epidermen

und höhlen auf diese Weise die Blätter bald auf grössere zusammenhängende Strecken beutelartig aus, bald nur zierlich gewundene Gänge in ihnen fressend. Solche Wunden sind, was ihre Folgen anlangt, selbstverständlich gleichbedeutend mit einer vollständigen Durchlöcherung und Aufzehrung der Blattmasse.

2. Verwundungen der Blüthen. Sind Blüthenknospen von Insekten total ausgefressen, so ist selbsverständlich ein Unterbleiben der Frucht- und Samenbildung die Folge. Oft wird aber die weitere Entwicklung der Blüthen schon dadurch unterdrückt, dass im Knospenzustande die zum äusseren Schutze der Blüthentheile dienenden festeren Umhüllungen, wie die Kelchblätter oder die Hüllblätter köpfchenförmiger Blüthenstände, die Deckblätter mancher anderer Inflorescenzen durch Insektenfrass zerstört werden, wie z. B. beim Frasse des Glanzkäfers. Es giebt auch Insekten, welche aus den aufgeblühten Blüthen nur die inneren Theile herausfressen, z. B. nur die Blumenblätter und Staubgefässe. Solche Blüthen sind natürlich unfähig, diejenige Function auszuüben, welchen die verloren gegangenen Theile vorstehen; und so verstümmelte Blüthen bringen daher gewöhnlich keine Früchte.

3. Verwundungen der Früchte werden durch Hagelschlag, Frass der Vögel, Schnecken und vieler Insekten und auch durch das spontane Aufspringen des Parenchyms (s. oben pag. 337) verursacht. Geringere Verletzungen der Schale haben im Allgemeinen keinen nachtheiligen Einfluss auf die Ausbildung der Frucht, indem die Wundstelle leicht durch bräunliches Korkgewebe vernarbt, wie es an Pflaumen, Kirschen, Birnen, Aepfeln, Weinbeeren, Kürbissen etc. oft zu sehen ist. Auch eine tiefer in das Fleisch dringende Wunde heilt oft, bedingt aber dann meist eine ungleichmässige oder unvollständige Ausbildung des Fruchtfleisches und ein Missrathen der ganzen Form. Hierher gehört auch der Samenbruch, den man besonders an Weinbeeren in Folge verschiedener Verwundungen (vergl. das Kapitel Hagelschlag) beobachtet. An einzelnen Beeren ragen die Samenkerne frei über die Oberfläche der Beere hervor; die letztere bleibt gewöhnlich kleiner als die unverletzten, reift aber im übrigen gut aus. Die locale Verletzung der Epidermis und des darunterliegenden Parenchyms geschieht in einem frühen Stadium. Indem nun diese Gewebe absterben und dem sich vergrössernden Samen durch Dehnung nicht folgen können, zerreissen sie und lassen den Samen hervortreten, während die übrigen Stellen der Frucht sich normal entwickeln. Aehnliches sieht man an Kirschen, welche oft an einer Seite bis auf den Kern verwundet sind, so dass dieser sichtbar ist oder etwas hervorragt; um denselben hat sich das Fleisch und die Epidermis zusammengezogen, und durch Korkbildung, die sich bis an den Kern fortsetzt, ist der Abschluss hergestellt.

IX. Abnorme Secretionen als Begleiterscheinungen der Wunden.

Bei manchen Holzpflanzen tritt in Folge von Verwundungen eine abnorme Absonderung von Säften ein. Die chemische Natur dieser Secrete ist für die einzelnen Pflanzen charakteristisch: Terpenthinöl, beziehentlich Harz für die Coniferen, Gummi für die Amygdalaceen, Mimosaceen und einige andere, Traganth für die *Astragalus*-Arten, Manna für Eschen- und Tamarisken-Arten. Ueberall werden diese Stoffe in der Nähe der Wunden in solcher Menge erzeugt, dass sie als Ausflüsse an die Oberfläche treten. Ueber die Entstehung dieser Secrete und die Beziehung derselben zur Verwundung sind wir gegenwärtig theilweis noch zu mangelhaft unterrichtet, um entscheiden zu können, ob sie in dieser

Beziehung alle unter einen gemeinsamen Gesichtspunkt zu bringen sind. Es muss das, was über die einzelnen Secretionen bekannt ist, besonders betrachtet werden.

1. Abnorme Harzbildung, Resinosis.

Alle Verwundungen der holzigen Theile der Coniferen sind mit Ansammlung oder Ausfluss von Harz verbunden und die Gewinnung des Harzes und Terpenthins beruht denn auch, wie oben erwähnt, auf absichtlichen Verwundungen der Bäume. In der Pflanze entsteht das Secret in der Form von Terpenthinöl. An der Luft geht dasselbe durch Oxydation in Harz über. Diese Secrete sind daher so wie sie aus frischen Wunden ausfliessen, eine wechselnde Mischung von Terpenthinöl und Harz, welche Terpenthin heisst; der Ueberzug, den das Secret auf der Wunde bildet, erhärtet mit der Zeit immer mehr zu Harz.

Die Coniferen enthalten Terpenthin schon als normalen Bestandtheil in besonderen Intercellularkanälen, die zum Theil auf weite Erstreckung in den Geweben verlaufen. Der Terpenthin, welcher unmittelbar nach einer Verwundung ausfliesst, stammt aus solchen normalen Harzkanälen, wenn diese durch die Wunde geöffnet worden sind. Dies gilt zunächst von den in der primären Rinde schon des einjährigen Zweiges bei den meisten Nadelhölzern verlaufenden Harzkanälen. Bei der Weisstanne schwellen diese Kanäle an einzelnen Stellen zu grossen mit Harz erfüllten Blasen an, sogenannten Harzbeulen. Der von der Tanne kommende Strassburger Terpenthin wird bei diesem im Holze harzarmen Baume nur aus diesen Harzbeulen der Rinde gewonnen. Dieselben sollen erst an mittelwüchsigen Tannen sich bilden. Wie sie entstehen ist unbekannt; ebenso unentschieden ist es, ob sie durch irgend eine Verwundung veranlasst werden; nach RATZEBURG's[1]) Bemerkung wenigstens sollen Tannen nie Terpenthin geben ohne krank zu sein. Normal kommen ferner horizontale Harzkanäle in der Mitte der breiten Markstrahlen im Baste vor, wo sie die unmittelbaren Fortsetzungen derer in den grossen Markstrahlen des Holzes sind, besonders bei Fichte, Lärche und Kiefer; sie sind die Ursache der schnellen Bedeckung der Schälwunden mit Harz. Sehr verbreitet sind endlich im Holze die vertical verlaufenden Harzkanäle; sie verursachen hauptsächlich den Harzausfluss an Querwunden des Holzes.

Ausser in besonderen Kanälen tritt aber Harz auch als Infiltration der Holzzellen auf, nämlich sowol die Zellmembranen durchdringend, als auch die Höhlungen der Zellen ausfüllend; dabei wird die Farbe des Holzes braun oder roth. Die Beschaffenheit, welche dadurch das Coniferenholz annimmt, ist unter dem Namen Kienholz bekannt. Dieser Zustand ist immer ein Zeichen des Absterbens des davon ergriffenen Holzes und muss daher schon als eine pathologische Erscheinung betrachtet werden. Die im Stammholze steckenden abgestorbenen Stumpfe alter Aeste sind regelmässig verkient und der etwaige Zwischenraum zwischen ihnen und dem Stammholze mit Harz erfüllt. Bei manchen Nadelbäumen, besonders bei der Lärche und bei der Kiefer und deren verwandten Arten, wird allgemein das Kernholz auch ohne Vorhandensein einer Verletzung kienig; allerdings findet in abgehauenen Stöcken die Harzinfiltration des Kernholzes in noch höherem Grade statt. Berücksichtigt man nur diese allenfalls noch als normal zu bezeichnende Verkienung des Kernholzes und die Harzinfiltration alter Aststumpfe, so darf man mit MOHL[2]) diese Erscheinung in Zusammen-

---

[1]) Waldverderbniss, II. pag. 7.

[2]) Ueber die Gewinnung des venetianischen Terpenthins. Bot. Zeitg. 1859, pag. 341.

hang bringen mit der vernichteten oder verminderten Lebensthätigkeit, nämlich mit der Verminderung der Saftführung, mit der mangelhaften Ernährung und besonders mit dem Trockenwerden solchen Holzes, wodurch der Eintritt von Harz in das Gewebe begünstigt wird. Die Herkunft dieses Harzes beruht nach MOHL's Vorstellung einfach auf einem Uebertritt desselben aus entfernteren Theilen des Baumes, besonders aus der Rinde und aus dem Splinte durch die horizontalen Harzkanäle der Markstrahlen. Nach dieser Vorstellung würde es sich also beim Verkienen nur um eine Wanderung, nicht um Neubildung von Harz handeln.

Kienigwerden tritt nun aber auch als Folge von Verwundungen in Holzpartien ein, welche im normalen Zustande dieser Veränderung nicht unterliegen, so dass man also von einer Kienkrankheit sprechen kann. Die starke Verkienung abgehauener Stöcke wurde schon hervorgehoben. Bekannt ist, dass an den auf Harz benutzten Stämmen die den Einschnitten benachbarten Theile des Holzes verharzen, und das Holz geharzter Schwarzkiefern soll überhaupt kienig werden[1]. Nach RATZEBURG[2]) verkient auch nach Wildschälen das entblösste Holz, wenigstens im letzten Jahresringe oder auch noch tiefer, und auch die Rinde um die Wunden zeigt Harzinfiltration. Auch auf diese Verkienung der Wunden dehnt nun MOHL seine Ansicht über den Ursprung des Kienharzes aus, indem er hervorhebt, dass das Harzen eine Schwächung der Vegetation der lebenden Bäume zur Folge hat, die besonders auch in der Verminderung des Holzzuwachses auffallend sich ausspricht, und dass gerade oberhalb der ins Holz gemachten Einschnitte jeder direkte Zufluss des aufsteigenden Nahrungssaftes zum Holze abgeschnitten wird. Den Widerspruch, der in der Thatsache gefunden werden kann, dass nach Harzentziehung das Holz eines Baumes verkient, sucht MOHL durch die Bemerkung zu beseitigen, dass bei so äusserst harzreichen Bäumen durch die Operation nur ein Theil des Harzes entzogen werde, und der überschüssige andere Theil trotzdem die absterbenden Holzschichten infiltriren könne. Es giebt nun aber eine Reihe von Beobachtungen, welche die Annahme zu verbieten scheinen, dass die abnorme Produktion von Harz bei Verwundungen allein auf Rechnung einer Wanderung schon vorhandenen Harzes aus anderen Theilen des Baumes zu setzen ist. Hier sind zunächst die vielseitigen Beobachtungen RATZEBURG's zu erwähnen, die zwar in anatomischer Hinsicht mangelhaft sind, aber wenigstens die Thatsache unzweifelhaft ergeben, dass an Schälwunden, so wie nach dem Frasse verschiedener Insekten, wie des Fichtenrindenwicklers, der Kiefermotte etc. nicht nur in dem Holze der Ueberwallungen, die nach der Verwundung sich bilden, sondern auch in dem älteren, schon vorher vorhanden gewesenen Holze in Folge der Verwundung wirkliche Harzkanäle in vermehrter Anzahl entstehen[3]), ferner dass auch nach Verlust dünnerer Zweige, wie nach dem Verbeissen durch Wild, nach Nonnen- und Forleulenfrass in den hiernach sich bildenden schwachen Holzringen ungewöhnlich viele Harzkanäle erscheinen, und sogar bei einseitiger Entästung der Harzreichthum in den an der entästeten Seite liegenden schmalen Jahresringen sich zeigt[4]). Besonders bemerkenswerth ist,

---

1) MOHL, l. c. pag. 340.

2) l. c. II. pag. 36. — Vergl. auch WIGAND, Desorganisation der Pflanzenzelle. PRINGSHEIM's Jahrb. f. wiss. Bot., III. pag. 165.

3) l. c. I. pag. 197, 262; II. pag. 64, 69, 76.

4) l. c. I. pag. 154, 234; II. pag. 66.

dass hiervon auch die sonst im Holze harzarme Tanne keine Ausnahme macht[1]). Das Auftreten von Harz in neuen Harzkanälen, mögen dieselben nun durch Trennung von Zellen oder durch Auflösung solcher entstehen, kann nun aber nach dem, was wir jetzt darüber wissen und was hier nicht näher berührt werden kann, nicht anders, denn als eine Neubildung dieses Stoffes aufgefasst werden. Man muss also bei der Resinosis einen doppelten Ursprung des Harzes als möglich annehmen: bei der Verkienung des Holzes eine Wanderung von Harz aus den normalen Harzkanälen entfernter liegender Theile des Stammes, bei der Entstehung abnormer Harzkanäle nach Verwundung etc. eine Neubildung von Harz an Ort und Stelle. Auch bei der Verkienung könnte eine Neubildung von Harz (aus anderen Pflanzenstoffen) betheiligt sein, worüber jedoch nichts entschieden ist.

Ziehen wir die RATZEBURG'schen Angaben über die allgemein vermehrte Anzahl der Harzkanäle in den nach Verwundungen sich bildenden Holzringen in Betracht, so kommen wir nach dem Vorstehenden zu dem Schlusse, dass bei harzbildenden Bäumen die Verwundung eine p a t h o l o g i s c h g e s t e i g e r t e H a r z p r o d u k t i o n in der Nähe der Wundstellen aus Quantitäten von Nahrungsstoffen zur Folge hat, welche im normalen Zustande an der betreffenden Stelle nicht auf diese Weise verloren gegangen sein würden. Berücksichtigt man, dass die Resinosis einestheils an den durch Wunden entblössten und dadurch in ihrer Lebensthätigkeit gestörten Geweben, insbesondere auch in solchen, die einem allmählichen natürlichen Absterben verfallen (Aststumpfe), anderntheils in den unmittelbar nach Verwundungen sich bildenden Geweben eintritt, die alle mehr oder minder auch in ihrem geringerem Volumen (Enge der Holzringe nach Frass etc.) eine Depression der Lebensthätigkeit bekunden, so dürfen wir die Resinosis überhaupt als Symptom einer Schwächung der Vegetation betrachten. Es kann daher nicht Wunder nehmen, dass sie als Begleiterscheinung nicht bloss nach Verwundung, sondern auch bei anderen Krankheiten auftritt, z. B. bei manchen von denjenigen, die durch Parasiten verursacht werden (z. B. bei *Peridermium pini* und anderen). Man könnte einen Widerspruch darin finden, dass bei Schwächung der Lebensthätigkeit eine vermehrte Produktion eines Stoffes stattfindet, der wegen seines Kohlenstoffreichthums ein grosses Quantum assimilirten Materiales zu seiner Bildung beansprucht. Allein dieses Material wird in den leidenden Theilen nicht selbst erzeugt, sondern ihnen erst zugeführt, und die Vorstellung ist gerechtfertigt, dass in den kranken Organen das vorhandene und zuströmende plastische Material grösstentheils einer abnormen Stoffmetamorphose verfällt. Es könnte auch sein, dass die geschwächte Vegetation, die mangelhaftere Bildung der Gewebe selbst erst zum Theil in causaler Beziehung zur Harzentartung stehen. Allein dies sind noch offene Fragen. Es darf übrigens nicht vergessen werden, dass die vermehrte Harzsecretion an den Wunden für die Pflanze vortheilhaft ist, weil die Bedeckung mit Harz eines der vorzüglichsten Mittel zur Conservirung des entblössten Gewebes und zum Schutze desselben vor den Einwirkungen der Atmosphärilien ist.

Der pathologische Charakter, den die Harzbildung annehmen kann, erhält einen weiteren Ausdruck darin, dass sie in einigen Fällen sogar durch eine abnorme Gewebebildung eingeleitet wird. Schon in der ungewöhnlichen Vermehrung

---

[1]) l. c. II. pag. 18, 26, 33. — Eine Vermehrung von Harzkanälen im Wundholze hat auch DE VRIES (Ueber Wundholz. Flora 1876, pag. 121) bemerkt.

der Harzkanäle in einem Holzringe spricht sich eine veränderte Thätigkeit der Gewebebildung aus. Die Entstehung eines ganz abnormen Gewebes liegt aber der Bildung der sogenannten Harzdrusen oder Harzgallen zu Grunde, sehr grossen harzerfüllten Lücken, die beim Zerspalten des Holzes zum Vorschein kommen. Sie finden sich bis zur Grösse und Dicke eines Thalerstückes und wol auch noch grösser und liegen innerhalb eines einzigen Holzringes im Frühjahrsholze, wobei das Herbstholz desselben in jeder Beziehung eben so normal ist, wie dasjenige des nächstälteren angrenzenden Jahresringes, so dass die Harzdruse ringsum scharf abgegrenzt ist. Das was im Hohlraum nicht mit Harz erfüllt ist, wird von einem abnormen Holzparenchym eingenommen. Dieses ist besonders ringsum an den Rändern in Menge vorhanden; es besteht aus lauter ungefähr isodiametrischen, aber ganz unregelmässig gestalteten und völlig ordnungslos liegenden verholzten Parenchymzellen, von denen die am weitesten nach der Mitte der Harzgalle gelegenen alle Uebergänge der Desorganisation in Harz zeigen, d. h. sie sind mit solchem erfüllt und ihre Membranen mehr oder weniger in der Auflösung begriffen. Dies gilt vom Fichtenholz, wo ich diese Bildungen beobachtet habe; RATZEBURG[1]) fand sie auch bei der Tanne und fügt Bemerkungen hinzu, die eine Uebereinstimmung mit dem eben Gesagten vermuthen lassen. Aehnliche Andeutungen finden sich bei DIPPEL[2]) und KARSTEN[3]). Es muss wol angenommen werden, dass die ganze Harzdruse durch Desorganisation eines vorher an ihrer Stelle vorhanden gewesenen abnormen Holzparenchyms entsteht. Ob das letztere ursprünglich von der Cambiumschicht in dieser Form gebildet wird oder sich erst später durch Theilung normaler Holzzellen entwickelt, ist unbekannt. Ob Harzdrusen in einer direkten oder indirekten Beziehung zu einer stattgehabten Verwundung stehen, darüber fehlt es ebenfalls an Erfahrungen. Ich fand sie sowol in verkientem Holze, als auch ringsum von normalen, nicht kienigen Holzschichten eingeschlossen. — Mit dieser Erscheinung nahe verwandt sind die sogenannten Auslösungen des Holzkörpers der Coniferen. Bisweilen löst sich an gespaltenem Holze und selbst an Schiffsmasten ein runder glatter Kern vollständig aus dem Holze aus. HALLIER[4]) hat nachgewiesen, dass hier ein Jahresring ringsum in eine abnorme Bildung von Holzparenchym übergegangen und in letzterem Desorganisation in Harz eingetreten ist. Ich kann dies von einem Fichtenholz bestätigen. Der sechste Jahresring zeigte nur die ersten Schichten seines Frühjahrsholzes aus kurzzelligem Holzparenchym gebildet, welches unter Harzbildung im Zerfall begriffen war. Der aus den fünf ältesten Jahresringen bestehende Kern löste sich als ein runder, auf der ganzen glatten Oberfläche mit Harz überzogener Cylinder heraus. Auch das Rohr hatte inwendig eine ziemlich glatte, etwas harzende Oberfläche. Der übrige Theil des Jahresringes bestand aus normalem Holz, ebenso war das Herbstholz des letzten Kernringes normal. Ueber die Ursache dieser Bildung verbreitet vielleicht der Umstand einiges Licht, dass der Kern einen Quirl von Aststumpfen trug, welche in dem darauf liegenden jüngeren Holze steckten und wie gewöhnlich verkient und von einer Harzschicht umhüllt waren. Es hatte also der letzte Jahresring der Aststumpfe dasselbe Alter wie derjenige des Kernes. Die Oberfläche des Kernes war also die direkte Fortsetzung derjenigen der Aststumpfe. Die Harzbildung hat also muthmasslich als

[1]) l. c. II. pag. 4.

[2]) Zur Histiologie der Coniferen. Bot. Zeitg. 1863. pag. 254.

[3]) Ueber die Entstehung des Harzes etc. Bot. Zeitg. 1857, pag. 316.

[4]) Phytopathologie, pag. 82.

die gewöhnliche Erscheinung am Quirl der abgestorbenen Aststumpfe begonnen, während die Bildung von Holzparenchym und die Verharzung desselben im Mutterstamme nachgefolgt zu sein und von der Basis der Stumpfe aus über diesen sich verbreitet zu haben scheint.

2. Gummifluss, Gummosis oder Gummikrankheit.

Was bei den Coniferen der Harzfluss, das ist bei den Amygdalaceen, besonders beim Steinobst, der Gummifluss. Zwischen beiden Erscheinungen ist fast in allen Punkten Analogie zu finden. Es ist keine Verwundung der holzigen Theile dieser Bäume, zumal der Kirschbäume denkbar, bei welcher nicht Gummifluss eintreten könnte und auch wirklich eintritt. Das Gummi sammelt sich als eine mehr oder minder braune, durchsichtige, bald zähflüssige, bald mehr erhärtete Masse an der Oberfläche an, gewöhnlich unmittelbar auf oder neben einer Wundstelle oft aber auch in einiger Entfernung von derselben, und dort hat es sich selbst einen Weg durch das Periderm gebrochen. Bisweilen sind der Stamm oder einzelne Aeste ganz bedeckt mit solchen Gummiflüssen.

Nachdem schon einige Botaniker, wie KARSTEN[1]) und TRECUL[2]), die Meinung ausgesprochen hatten, dass das Kirschgummi durch Umwandelung der Zellmembranen des Holzes und der in den Zellen enthaltenen Stärkekörner entstehe, wurde eine genauere Untersuchung dieses Vorganges von WIGAND[3]) und von mir[4]) geliefert. Aus dieser ergiebt sich, dass sowol Theile des Holzes, als auch Rinde und Bast, schliesslich auch die Cambiumschicht unter Gummibildung aufgelöst werden können. Die mannigfaltigsten Veränderungen finden dabei im Holze statt.

1. Gummibildung im Holzkörper. Wenn Aeste oder Zweige Gummiflüsse zeigen, so findet man im Holze derselben meistens bis auf weitere, von den Wundstellen entfernte Strecken hin, dass eine mehr oder minder grosse Anzahl von Gefässen und Holzzellen mit einem homogenen, gelben bis braunen, ziemlich harten, knorpelartigen Gummi erfüllt sind. Das Holz, im gesunden Zustande von weisslicher Farbe, nimmt dadurch eine mehr röthlich-, oder bräunlich-graue Farbe an; denn nicht selten sind dann beinahe sämmtliche im Kirschholz sehr zahlreichen Gefässe mit Gummi gefüllt. Letzteres erweist sich deutlich als eine Umwandlung der sogenannten secundären Membran: diese dicke Schale der Zellhaut ist verschwunden und an ihre Stelle Gummi getreten, welches in den engen Holzfasern und Holzparenchymzellen oft das Lumen der Zelle fast ausfüllt. Wenn in Holzparenchymzellen und in den Markstrahlen Stärkekörnchen enthalten sind, so können dieselben bei dieser Gelegenheit ebenfalls in Gummi sich umwandeln, oft schon ehe die Desorganisation der Zellmembran beginnt: es liegen dann Körnchen von Gummi oft noch neben unveränderten oder halbumgewandelten Stärkekörnchen in den Zellen. In den Gefässen erscheint das Gummi am häufigsten einseitig nur einer kleinen Stelle der Gefässwand aufsitzend, wie ein flacher bis halbkugeliger Tropfen, oder auch in einer ringsum laufenden Schicht die

---

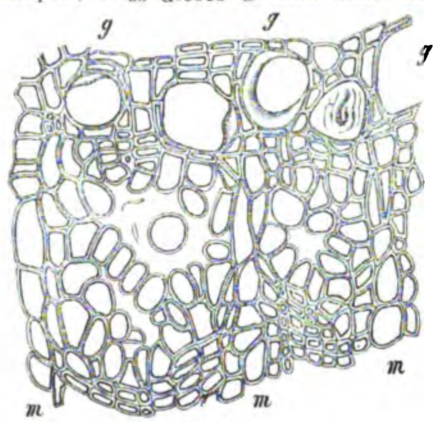
1) Bot. Zeitg. 1857, pag. 319.

2) Sur la maladie de la gomme etc. Comptes rendus. 1860. pag. 621.

3) Ueber die Desorganisation der Pflanzenzelle etc. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. III. pag. 115 ff.

4) Ueber die anatom. Bedeutung und die Entstehung d. veget. Schleime. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. V. pag. 25 ff.

Wand bekleidend; in vielen Gefässen ist es so stark gequollen und vermehrt, dass es ganz oder fast ganz die Gefässhöhle ausfüllt (Fig. 9, g). PRILLIEUX[1]) behauptet, dass dieses Gummi nicht durch Desorganisation der Gefässmembran entstehe. Ich kann dem nicht beipflichten. Man sieht zwar vielfach unter dem Gummiüberzuge die Membran intact, weil das Gummi sich auf der Innenseite der Gefässwand weiter verbreitet. Hat man aber gerade die Ursprungsstelle der Gummimasse im optischen Durchschnitte, so erkennt man deutlich, dass auf einer mehr oder minder breiten Stelle die Gefässwand verschwunden und Gummi an ihre Stelle getreten ist, ja dass sich das letztere manchmal sogar bis in eine angrenzende Holzzelle fortsetzt. Es gewinnt den Anschein, als wenn die in den Gefässen hängenden Gummitropfen zum Theil mit aus der Desorganisation einer angrenzenden Holzzelle hervorgehen und als Extravasat in die Gefässe übertreten. Dieser kranke Zustand des Holzes kann, auch wenn er erst spät eintritt, sich bis auf die ältesten Holzringe ausdehnen; er kann den ganzen Holzkörper ergreifen, wenn der Zweig selbst stark an Gummosis leidet, oder nur einen Theil, z. B. wenn ein Ast, welcher leidlich gesund ist, einen gummikranken Zweig trägt; in seinem Holze zieht sich dann einseitig eine dunklere kranke Partie auf eine gewisse Erstreckung hin. Aber niemals kann das auf diese Weise entstehende Gummi zum Erguss nach aussen kommen, es bleibt stets in den Gefässen und Zellen des Holzes eingeschlossen und wird schliesslich hier nicht weiter vermehrt. Die Cambiumschicht wird dadurch in ihrer Thätigkeit nicht alterirt; sie kann fortfahren, normale Holzringe zu erzeugen, und diese können sogar gesund bleiben.



(B. 97.) Fig. 9.

Stück eines Durchschnittes durch **das Holz eines Astes bei der Gummikrankheit des Kirschbaumes** *(Prunus avium)*. ggg Gefässe, die theilweise mit Gummi erfüllt sind. Zwischen den Markstrahlen mmm die Anfänge zweier Gummidrusen aus einem Gewebe von abnormem Holzparenchym, in dessen Mitte bereits einige Zellen durch Umwandelung in Gummi verschwunden sind und eine gummiführende Höhle sich zu bilden beginnt. 200fach vergrössert.

Häufig aber ist die Gummosis der Gefässe und Holzzellen der Vorbote tiefer-eingreifender Veränderungen, welche in den nächstfolgenden Jahren in der Thätigkeit der Cambiumschicht eintreten. Es wird nämlich stellenweise kein normales Holz, sondern kleinere oder grössere lediglich aus abnormem Holzparenchym bestehende Gewebecomplexe gebildet, und aus diesen entstehen sehr bald, indem ihre Zellen sich in Gummi umwandeln (Fig. 9), mit Gummi erfüllte Kanäle (Gummidrusen). Jede solche Gruppe von Holzparenchymzellen ist von rundem Querschnitt und wird beiderseits meist von Markstrahlen, nach vorn und hinten von normal zusammengesetztem Holzgewebe begrenzt; gewöhnlich liegen sie in einem Jahresring zu mehreren tangential nebeneinander (Fig. 9). Die centralen Zellen dieser Gruppen sind oft grösser als die übrigen. In Folge der vermehrten Zellbildung und des Zellwachsthums ragt auch da, wo eben eine solche Gruppe

[1]) Comptes rendus. 1874, pag. 1190 ff.

gebildet wird, die Cambiumschicht bogenförmig in den Bast vor. Die Desorganisation in Gummi beginnt im Centrum der Holzparenchymgruppe und schreitet mehr oder weniger weit gegen die Peripherie fort. An der einzelnen Zelle geht aber hier die Gummibildung umgekehrt wie im vorigen Falle in centripetaler Richtung vor sich: zuerst wird die primäre Membran und zuletzt werden die inneren mit den Tüpfeln versehenen Schichten nach und nach von aussen nach innen aufgelösst. Man findet gleichzeitig Zellen in allen Stadien der Umwandelung neben einander. Im letzten Stadium sieht man die Zelle nur noch als dünne innerste Membranschicht mit der ursprünglichen Zellhöhle, eingebettet in der homogenen Gummimasse. Einige der schon im Gummi liegenden Holzparenchymzellen zeigen, so lange sie selbst noch nicht angegriffen sind, ein Wachsthum und eine Vermehrung durch Quertheilung, wodurch sie zu kurzen, in die Gummimasse hineinragenden Zellreihen auswachsen (Fig. 12), die jedoch früher oder später ebenfalls der Desorganisation anheimfallen. Oft entstehen auch in diesen abnormen Holzparenchymzellen Stärkekörner; diese werden dann ebenfalls mit in Gummi umgewandelt. Bisweilen liegen die Complexe von Holzparenchym so nahe nebeneinander, und ihre Gummificirung schreitet so weit fort, dass mehrere Gummidrusen seitlich zusammenfliessen. Oder das abnorme Gewebe wird gleich in einem längeren Streifen eines Jahresringes angelegt (Fig. 12). In beiden Fällen werden grössere gummiführende Lücken im Holzringe gebildet. Dabei können aber die abnormen Gewebemassen immer noch von normal gebautem Holzgewebe umschlossen sein, d. h. die Cambiumschicht kann nach der Bildung derselben wieder normal Holzfasern und somit eine regelmässige Herbstholzschicht ablagern. Dann bleiben auch diese Gummidrusen für immer im Holzkörper eingeschlossen und die Holzbildung kann dann im nächsten Jahre auch wieder normal anheben. Gewöhnlich aber kehrt dann die Abnormität in den folgenden Jahren wieder und zwar in erhöhtem Grade. Die Cambiumschicht erzeugt dann oft bis zum Schlusse der Vegetationsperiode nichts weiter als solches Holzparenchym (Fig. 12), und da dieses nun ebenfalls desorganisirt wird, schreitet die Gummibildung bis in die Cambiumschicht fort. Da dann gewöhnlich schon eine Gummientartung des Bastgewebes besteht, so schliesst sich jene an diese an, und nun kann das in der grossen Gummidruse des Holzes erzeugte Gummi ebenfalls zum Ausfluss nach aussen kommen.

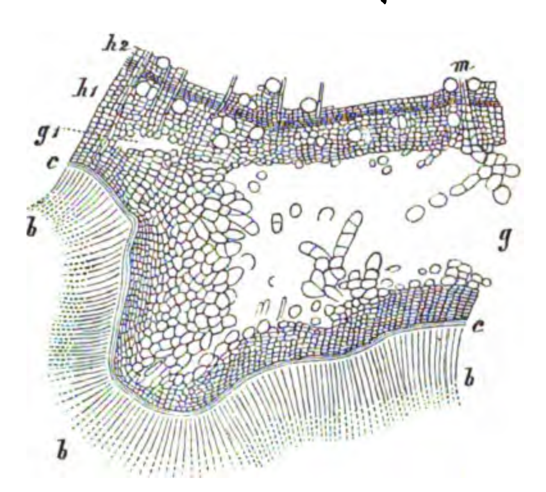


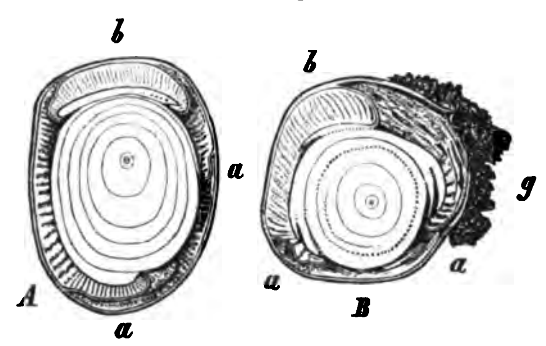
Fig. 12. (B. 98.)

Durchschnitt durch einen Theil einer sehr grossen **Gummidruse im Holze bei der Gummikrankheit des Kirschbaumes.** h_1 der Jahresring des letzten Jahres, h_2 Grenze des vorigen Jahresringes. cc Cambiumschicht, nebst dem Holzkörper über der grossen Gummidruse g bogenförmig nach aussen vorstehend, die Desorganisation des Gewebes dort nahezu bis zur Cambiumschicht fortgeschritten. bbb Bast. g_1 eine kleinere Gummidruse im Holze. m Markstrahl.

2. Gummibildung im Bast- und Rindegewebe. Der allergrösste Theil des aus den Stämmen hervorquellenden Gummi stammt aus den eben genannten

Geweben. Es werden hierbei nicht nur die dünnwandigen Zellen, sondern auch die dickwandigen Bastfasern aufgelöst, indem die Membranen allmählich in die allgemeine Gummimasse zerfliessen; nur das Korkgewebe des Periderms bleibt von der Gummosis verschont. Wo Gummiflüsse zum Ergusse kommen, also besonders in der Nähe von Wunden, da ist immer Bast und Rinde in gewisser Ausdehnung in Gummientartung übergegangen. Aber die letztere kann sich von dort aus auch auf weite Strecken unter dem unversehrten Periderm hinziehen, ohne dass das Gummi daselbst nach aussen zum Durchbruche gelangt. — Ausserdem kommen auch in den äusseren Theilen der Rinde älterer Stämme, nämlich im Periderm oder in der Borke isolirte, scharf umschriebene kleinere Gummidrusen von oft linsenförmiger Gestalt vor, welche nach einwärts durch eine Peridermschicht von der gesunden Rinde abgegrenzt werden und häufig nach aussen aufbrechen.

An allen Stellen, wo der Bast in Gummi umgewandelt ist, desgleichen da, wo das Holz bis an seine äussere Grenze derselben Umwandlung unterliegt, verschwindet auch die Cambiumschicht, da sie mit in diese Veränderungen hineingezogen wird. Die Folge davon ist dieselbe, als wenn die Cambiumschicht durch eine Verwundung verloren gegangen wäre: in dieser ganzen Ausdehnung erhält weder der Bast noch das Holz einen Zuwachs. Der Ast erzeugt dann nur noch dort, wo die Cambiumschicht am Leben geblieben ist, was bisweilen nur an einem kleinen Theile des Umfanges der Fall ist, neues Holz. Der Holzkörper erhält auf diese Weise sehr unregelmässige Form. Die unvollständigen Holzringe, die sich dann bilden, suchen sich nach einiger Zeit an den Rändern abzurunden, d. h. einen Ueberwallungswulst zu erzeugen, der vom alten Periderm bedeckt bleibt, aber sich mit neuem Bast und Periderm bekleidet und die verdorbene Stelle des Holzkörpers zu überwallen sucht. Dies gelingt aber meist nur in geringem Grade; denn in der Regel tritt dann auch an den Ueberwallungsschichten dieselbe abnorme Holzbildung und die Gummientartung auf, die auch hier wieder zu jenem Erfolge führen kann. Es findet also einige Jahre hindurch ein Kampf zwischen Gummosis und Ueberwallung statt, der aber immer mehr zum Nachtheil der letzteren ausfällt und endlich mit der gänzlichen Vernichtung der Cambiumschicht und dem Erlöschen der Lebensthätigkeiten der Aststelle abschliesst. In Fig. 13 sind verschiedene Zustände von Aesten, die unter Gummosis absterben, dargestellt.



(B. 99.) Fig. 13.

Aeste des Kirschbaumes, die unter Gummosis absterben, im Querschnitte, schwach vergrössert. A noch lebend, B im letzten Stadium des Lebens, wo sich Gummi schon auswendig bei g angesammelt hat. a a a a die Stellen, wo die Cambiumschicht die todten Partien zu überwallen versuchte, jetzt auch getödtet. b b die einzigen Punkte, an denen die Cambiumschicht und Rinde noch nicht durch Gummosis getödtet sind und den letzten Ueberwallungsversuch gemacht haben. Der Holzkörper in B mit zahlreichen, als Punkte erscheinenden Gummidrusen, die in Kreisen oder Bogenlinien angeordnet sind.

Hinsichtlich der Veranlassung der Gummikrankheit finden wir die auffallendste Analogie mit der abnormen Harzbildung, wir treffen sie als eine Begleiterscheinung bei Schwächung der Vegetation, d. h. bei mangelhafter Bildung normaler Organe und Stoffe, also beim allmählichen Erlöschen der Lebensthätigkeiten von Stamm-

theilen, Aesten und Zweigen. Darum sind in erster Linie allerlei Verwundungen Veranlassung zur Gummosis. In den Stumpfen abgebrochener Aeste, in den im Holzkörper des Zweiges steckenden Basaltheilen der Holzbündel abgefallener Blätter und abgestorbener Zweige sind Gefässe und Holzzellen in ungewöhnlicher Menge, oft sämmtlich, von Gummosis ergriffen. In Aesten, deren Zweige grösstentheils abgebrochen oder abgestorben sind, und die nur kümmerlich vegetiren, wird gewöhnlich auch Gummi in besonders reicher Menge gebildet. SORAUER[1]) sah an Kirschbäumen, von denen er im Frühjahr sämmtliche Augen entfernt hatte, Gummifluss eintreten. Allen Verletzungen der Rinde durch Quetschung, Reibung, Schälen, sowie den gröberen Verwundungen des Holzes durch Anhauen, Einschneiden, Einschlagen von Nägeln u. dergl., folgt fast unfehlbar Gummifluss an der Wunde; nicht minder häufig ist die Erscheinung an den Ueberwallungsrändern der Holzwunden und ebenso tritt sie oft nach dem Pfropfen ein. Wie bei der abnormen Harzbildung, so können aber auch hier ausser den Wunden noch andere schädliche Einflüsse, sofern sie eine Schwächung oder allmähliches Erlöschen der Lebensthätigkeit verursachen, Gummikrankheit herbeiführen; wie z. B. Beschädigung der Zweige durch Frost oder Kränkeln derselben in Folge von Wurzelkrankheiten wegen ungeeigneten Bodens u. s. w.

Wie die unmittelbare Beobachtung lehrt, entsteht bei der Gummikrankheit durch Umwandlung von Zellmembranen und Stärkekörnern Gummi. WIGAND (l. c.) hält nun dies für die einzige Quelle des Gummi und kommt daher zu der Behauptung, dass durch die Gummikrankheit dem Baume nur feste Membranen, aber keine Säfte entzogen werden, eine Meinung, die von keinem der früheren Schriftsteller getheilt wurde. Ist nun auch dieselbe, der Natur der Sache nach, nicht durch einen exakten Beweis mittelst Maass oder Gewicht zu entkräften, so lässt sich doch, wie ich anderwärts schon hervorgehoben habe[2]), wenigstens durch Schätzung die gegentheilige Ueberzeugung gewinnen. Es steht nämlich die Masse der verloren gehenden Zellmembranen zurück hinter derjenigen des an ihre Stelle tretenden Gummi. Man braucht nur die an irgend einer Stelle eines Astes auswendig angehäufte oft sehr bedeutende Gummimasse zu vergleichen mit der Ausdehnung der im Innern verflüssigten Gewebecomplexe und zu berücksichtigen, dass der Raum, den die letzteren einnahmen, ebenfalls ganz mit Gummi erfüllt ist, um sofort überzeugt zu sein, dass die aufgelösten Zellmembranen nicht hinreichend waren, um das ganze entstandene Gummi zu erzeugen, besonders wenn man noch bedenkt, dass der Bast, der die Hauptmasse des Gummi liefert, vorwiegend dünne Zellmembranen hat, und dass das Gummi, sowol das an der Stelle der zerstörten Gewebe befindliche, als auch das auswendig hervorgedrungene in der Regel nur wenig weich und gequollen, vielmehr von einer Dichtigkeit sich erweist, welche derjenigen des Zellstoffes kaum nachstehen kann. Ist diese Annahme richtig, so gelangen wir zu dem Schlusse, dass wie beim Harzfluss, so auch bei der Gummikrankheit ausser dem Material an Zellmembranen, welches zur Bilduug des Secretes dient, auch ein Quantum von Nahrungsstoffen zu diesem Zwecke verbraucht wird, welches unter normalen Verhältnissen eine andere Verwendung gefunden haben würde. Als übereinstimmend hiermit ist nun auch die Thatsache hervorzuheben, dass gerade in den an Gummikrankheit leidenden Theilen während der Vegetationsruhe sich auffallend

---

[1]) Handbuch der Pflanzenkrankheiten, pag. 192.

[2]) L. c. pag 31.

wenig Stärkemehl in den Markstrahlen und den Holzparenchymzellen befindet, wo im normalen Zustande solches reichlich abgelagert wird. Es kommt hinzu, dass die Neubildungen, die sonst alljährlich von der Cambiumschicht ausgehen, hier vermindert oder ganz unterdrückt sind, sowie dass an allen mit Gummiflüssen bedeckten Aesten oder am ganzen Baume, wenn das Leiden über ihn verbreitet ist, eine schwächliche Entwicklung, mangelhafte Belaubung und Fruchtbildung, Ueberhandnahme von Zweigdürre unverkennbar ist. Der Vergleich mit dem Harzfluss trifft mithin auch darin zu, dass die abnorme Secretion Hand in Hand geht mit einer verminderten Produktion normaler Bestandtheile der Pflanze. Beide Thatsachen stehen wahrscheinlich in innerem Zusammenhange, d. h. was die Gummibildung an neuem Material verzehrt, geht den leidenden Organen für normale Bildung verloren. Es scheint also die durch Verwundung (so wie durch andere schädliche Einflüsse) hervorgerufene Schwächung der Vegetation eine abnorme Verwendung der plastischen Nährstoffe mit sich zu bringen. Auch in der pathologischen Gewebebildung, welche der abnormen Stoffmetamorphose im Holze vorausgeht, bietet die krankhafte Harzbildung Analogie. Der Unterschied liegt hauptsächlich nur darin, dass Gummisecretion an und für sich schon bei den genannten Prunusarten pathologisch ist, auch in beschränkterem Grade normal nicht vorkommt.

Da der Gummifluss nur das Symptom eines anderweiten Leidens ist, so kann ihm nur durch Verhütung des letzteren vorgebeugt werden, also besonders dadurch, dass der Baum sich in einem für seine Ernährung hinreichenden und für das Leben der Wurzeln zuträglichen Boden befindet, und dass er möglichst vor Verwundung behütet wird. Um den Gummifluss zu heilen, müssen die besonders stark leidenden Aeste bis auf das gesunde Holz zurückgeschnitten werden. Auch empfiehlt man das sogen. Schröpfen (Längseinschnitte durch den Rindenkörper). Prillieux (l. c.) bestätigt den Erfolg dieser letzteren Methode; die kränkelnden Aeste raffen sich darnach zur Bildung neuer kräftiger Triebe auf; es scheint durch die Einschnitte auf die Nahrungsstoffe ein stärkerer Zug geübt und diese zu normaler Verwendung gebracht, also den Gummiherden entzogen zu werden. Wenn ungeeignete Bodenbeschaffenheiten die Veranlassung zur Schwächung des Baumes gegeben haben, kann Umsetzen in anderen Boden die Gummikrankheit beseitigen.

Gummi wird auch bisweilen an den Früchten gewisser Amygdalaceen, besonders an den Pflaumen erzeugt. Dasselbe entsteht zwischen dem Stein und dem Fruchtfleisch und zwar nach Wigand [1]) ebenfalls unter Desorganisation von Zellgewebe, nämlich der Zellen des Fruchfleisches, die hier ebenfalls in allen Stadien der Umwandelung angetroffen werden. Das Gummi tritt auch hier an die Oberfläche hervor. Die Ursachen sind hier vielleicht auch Verwundungen; doch scheint darüber noch nichts beobachtet worden zu sein.

Von den Gummikrankheiten anderer Pflanzen stimmt, soweit sie bis jetzt untersucht sind, wie ich gezeigt habe [2]), mit derjenigen des Steinobstes die von *Elaeagnus canadensis* in jeder Beziehung überein, sowol hinsichtlich der Umwandelung von Gefäss- und Holzzellmembranen in Gummi und der Bildung eines gleichen in Gummi übergehenden abnormen Holzparenchyms, als auch hinsichtlich der Gummificirung des Bastes und des Ausflusses des Gummi nach aussen.

Der Gummifluss der *Acacia*-Arten, welcher das arabische Gummi und das Senegalgummi liefert, ist jedenfalls eine pathologische Erscheinung, die sich den vorher-

[1]) l. c. pag. 142.
[2]) l. c. pag. 33.

gehenden wahrscheinlich innig anschliesst. Diese Gummiarten kommen als tropfenförmige Ausscheidungen auf den Stämmen von *Acacia vera, senegal* und zahlreichen anderen Arten vor. Dass sie kein normales Vorkommniss sind, geht aus den Berichten der Reisenden hervor[1]), nach denen diese Bäume in gewissen Gegenden gar kein Gummi liefern. An 4 Centim. dicken Stammstücken von *Acacia vera* kann ich keine Spur von Gummi finden. In der Handelswaare kommen nicht selten vollständige Rinde- und Borkestücken vor, welche auf ihrer Innenseite mit dicken Gummimassen besetzt sind, und auch in ihrem Innern in tangentialen Spalten zwischen Borkenschuppen Gummi enthalten, welches man stellenweis deutlich durch die Risse der Borke nach aussen dringen sieht. WIGAND[2]), welcher solche Stücke untersuchte, hat bereits ermittelt, dass auch hier eine Gewebedesorganisation vorliegt, indem man darin noch das Gewebe der Bastfasern in den verschiedenen Stadien der Umwandelung in Gummi antrifft.

Auch die Entstehung des Traganthgummi, welches aus den etwa zolldicken Stämmen mehrerer orientalischer *Astragalus*-Arten ausgeschwitzt wird, muss wol hier angereiht werden. Nach der Untersuchung H. v. MOHL'S[3]) entsteht dasselbe durch Umwandelung der Zellen des Markes und der Markstrahlen. Diese Zellen bekommen, wenn sie ihre Umwandelung beginnen, dickere Membranen, welche deutlich geschichtet sind und bei Benetzung mit Wasser gallertartig erweichen. Weiter umgewandelte Zellen schwellen im Wasser noch mehr auf und trennen sich von einander los. Die quellende Membran nimmt dann durch Verschwinden der Schichtung ein homogenes Aussehen an, und dieser Prozess geht in jeder Zelle von aussen nach innen vor sich. Ueber die Veranlassung dieser Ausscheidung sind wir durchaus ungenügend unterrichtet. Das, was durch die Reisenden bekannt geworden ist, hat H. v. MOHL (l. c.) zusammengestellt. Daraus scheint hervorzugehen, dass dabei Verwundungen eine grosse Rolle spielen. Auf dem Berge Ida in Creta und in Griechenland wird Traganth von *Astragalus creticus*, LAM., und *A. aristatus*, l'HÉRIT., auf dem Libanon von A. *gummifer*, LABILL., in Persien von *A. verus*, OLIV., abgesondert; und zwar sollen sowol auf dem Ida wie in Persien die Verwundungen durch die Tritte des Viehs und der Schäfer Veranlassung zum Austreten des Gummi geben, und in der Gegend von Bitlis sei es Sitte, zu diesem Zwecke Einschnitte in die Pflanze zu machen. Nach den übereinstimmenden Berichten quillt der Traganth in der heissen Jahreszeit, im Juli, August und September, aus der Pflanze. Als begünstigender Umstand wird auch die Feuchtigkeit der Gegend und der Witterung genannt.

3. Mannafluss.

Die officinelle Manna, welche in Calabrien und Sicilien von der Mannaesche *(Fraxinus Ornus)* gewonnen wird, fliesst von selbst aus den Bäumen aus und muss nach dem, was darüber bekannt ist, ebenfalls als ein in Folge von Verwundung erzeugtes pathologisches Produkt betrachtet werden. Nach den von MEYEN[4]) zusammengestellten Angaben sind die Verwundungen, nach denen sie abgeschieden wird, theils absichtlich angebrachte Einschnitte, theils Insektenstiche, besonders der Mannacicade. Man lässt die Bäumchen etwa 8 Jahr alt werden und schält dann einen 3 Centim. breiten und 60 Centim. langen Rindenstreifen ab, worauf ein rasch zu Manna erstarrender Saft ausfliesst. Derselbe Baum wird 10 bis 12 Jahre lang benutzt, indem man ihn jedes Jahr anschneidet. Darnach aber ist er erschöpft und wird gefällt. Bei uns zeigt die Mannaesche diese Secretion sehr selten. Ausserdem liefert auch die Tamariske des Sinaigebirges *(Tamarix gallica var. mannifera)* in Folge des Stiches einer Schildlaus Manna. Bei beiden Pflanzen ist über die Entstehung der Manna nichts bekannt.

---

[1]) Vergl. NEESS v. ESENBECK, Handbuch der medic.-pharm. Botanik. III. pag. 192.

[2]) l. c. pag. 143.

[3]) Botanische Zeitung 1857, pag. 33 ff.

[4]) Pflanzenpathologie, pag. 226 ff.

B. Wundenheilung.

Es ist eine im Pflanzenreiche allgemein gültige Thatsache, dass die Wunden der Pflanzen von der Natur selbst geheilt werden oder dass dies wenigstens durch einen natürlichen Prozess versucht wird. Sehr oft wirken äussere Umstände, welche die im folgenden Kapitel zu besprechenden Zersetzungserscheinungen der Wunden herbeiführen, diesem Prozess entgegen oder vereiteln ihn vollständig. Von diesen ist hier zunächst abzusehen.

Das Wesen der Sache anlangend, ist hervorzuheben, dass die Heilung von zweierlei Art sein kann. Es findet entweder eine wirkliche Regeneration des Defectes, ein Wiederersatz statt, oder wenn dies nicht der Fall ist, eine blosse Vernarbung, d. h. ein Verschluss der Wunde mit einer je nach Fällen verschiedenen Neubildung, welche die darunterliegenden Theile auf die Dauer gegen schädliche äussere Einflüsse schützt und vor Absterben und Zerstörung bewahrt.

Dass eine verwundete Zelle sich wieder heilt, ist ein sehr seltenes Vorkommniss, denn in der Regel ist ein Durchschneiden der Zelle von rasch tödtlichem Einfluss auf das ganze Protoplasma derselben. Davon scheinen nur die grossen einzelligen Pflanzen eine Ausnahme zu machen, wie *Vaucheria*, über deren Heilung HANSTEIN[1]) Beobachtungen mitgetheilt hat. An der langen schlauchförmigen Zelle dieser Pflanze wird nur der an die Wundstelle (Einschnitt, Quetschung u. drgl.) unmittelbar angrenzende Theil des Protoplasmas getödtet, und das dahinter liegende unzerstörte Protoplasma zieht sich rasch zusammen und sucht seine Wundränder wieder an einander zu fügen, indem sie sich in einer nach aussen gewölbten Krümmung vereinigen, gleichsam hinter dem Schutz der Trümmer des getödteten Theiles. Hierauf wird die Heilung dadurch vollendet, dass sich ein neues Zellhautstück ausscheidet, welches seitlich an die alte Zellmembran angefügt wird. Daher rühren die Scheidewände, die man bisweilen in dem typisch einzelligen Schlauch der *Vaucheria* antrifft. Neben dieser Stelle kann nun der Schlauch auswachsen und sich verlängern. Die Chlorophyllkörner ziehen sich gleich nach der Verwundung von dort ebenfalls zurück und begeben sich erst nach der Heilung wieder in die normale Lage an der neuen Zellwand.

Bei Wunden vielzelliger Pflanzen sind in der Regel zahlreiche Zellen, nämlich alle der Wundfläche unmittelbar angrenzenden, verletzt. Doch kommt es auch vor, z. B. beim Abschälen der Rinde einer dicotylen Holzpflanze, besonders im Frühling, wo das Cambium leicht sich löst, dass oft die meisten Zellen unversehrt auseinanderweichen. Die Zellen, welche in diesen Fällen wirklich verletzt werden, sterben wol ausnahmslos ab, ihre zusammengefallenen, unansehnlich gewordenen Ueberreste haften auf der Wundfläche. Es giebt Pflanzentheile, bei denen an der Wunde keine weitere Veränderung, als die eben bezeichnete, eintritt; man sieht diejenigen Zellen, welche unmittelbar unter den in Folge der Verletzung abgestorbenen Zellen der Wundstelle liegen, unverändert sich am Leben erhalten. Dieses Verhältniss kommt vielleicht nur bei ganz einfach organisirten Pflanzen vor, besonders bei Thallophyten, auch wol an Farnprothallien, Moosblättern etc., wo man sehr oft Wundstellen findet, welche das Gesagte bestätigen. Nichts desto weniger kann bei diesen Pflanzen von den lebendig gebliebenen Zellen

---

[1]) Ueber die Lebenszähigkeit der Vaucheriazelle etc. Niederrheinische Gesellsch. f. Natur- u. Heilkunde in Bonn. 4. Nov. 1872. Cit. in Bot. Zeitg. 1873, pag 697.

aus in gewissem Grade ein Wiederersatz des Verlustes eintreten, wie aus den Beobachtungen K. MÜLLER's[1]) an Moosen, besonders an *Bryum Billardierii* hervorgeht. Die Blätter desselben waren in verschiedenartiger Weise, wahrscheinlich durch ein Thier verletzt worden, und wie sie auch zerrissen sein mochten, immer war wieder eine Ergänzung der Blattfläche eingetreten durch Zellen, welche von den normalen durch etwas grössere Weite und meist regelmässig sechsseitige Gestalt (die normalen sind rautenförmig-sechsseitig) sich unterschieden. In diesem Vorgange würden wir entsprechend dem einfachen Zellenbau dieser Organe auch die einfachste Form einer Regeneration erkennen müssen, insofern die Zellen des verwundeten Organes direkt Zellen erzeugen, die ihnen ungefähr gleichartig sind.

Bei allen complicirter gebauten Pflanzen besteht die Heilung darin, dass an der Wundstelle ein eigenthümliches Zellgewebe gebildet wird, welches nicht mit den Zellen übereinstimmt, aus deren Vermehrung es hervorgeht. Diese Neubildung, welche ihren Sitz in den der Wundstelle zunächst gelegenen lebendig gebliebenen Zellen hat, kann zweierlei Art sein: sie besteht entweder in der Bildung einer Korkschicht, des sogen. Wundkorkes, oder in der Bildung von Callus. Beide Prozesse stimmen darin überein, dass in Zellen, die schon in Dauergewebe übergegangen waren, von neuem Zelltheilung eintritt, also ein Meristem gebildet wird. Bei der Wundkorkbildung verwandelt sich dieses unmittelbar in eine Schicht von Korkzellen, womit hier die Heilung ihr Ende erreicht. Unter Callus dagegen muss ganz im Allgemeinen jedes Zellgewebe verstanden werden, welches durch ein wirkliches Hervorwachsen der an die Wundfläche angrenzenden und in Meristem übergehenden Gewebepartien entsteht, daher oft wegen dieses eigenthümlichen Wachsthumes seiner Zellen morphologisch abweichend sich verhält und zunächst noch keinen bestimmten Gewebecharakter hat; erst weiterhin tritt in demselben ein solcher hervor, und zwar je nach den Fällen in verschiedener Weise: die Zellen des Callus können sich entweder unmittelbar in ein chemisch dem Kork gleiches Gewebe verwandeln, und darin liegt eine Annäherung an den Wundkork, oder aber es können aus ihm mehrere differente Gewebe ihren Ursprung nehmen, durch welche diejenigen Gewebe regenerirt werden, die bei der Verwundung verloren gegangen sind.

Ob die Heilung durch Wundkork oder durch Callus erfolgt, und welche weitere Ausbildung der letztere annimmt, das hängt nicht von dem morphologischen Charakter des verwundeten Pflanzentheiles ab, auch können sowol Wundkork wie Callus von sehr verschiedenartigen Geweben erzeugt werden, und ein gleichnamiges Gewebe bildet in dem einen Pflanzentheil Kork, in dem anderen Callus. In allen diesen Beziehungen lassen sich keine allgemeinen Regeln geben, sondern muss auf die einzelnen Fälle verwiesen werden.

I. Die Heilung durch Wundkork.

Kork ist bekanntlich ein im normalen Aufbau der Pflanzen sehr häufig verwendetes Gewebe, welches immer die Rolle eines Hautgewebes spielt und wegen der chemischen und physikalischen Eigenschaften seiner (verkorkten) Zellmembranen die darunterliegenden Gewebe vor übermässiger Verdunstung und vor zersetzenden äusseren Einflüssen schützt. Der Verschluss einer Wundfläche durch eine Schicht von Kork hat daher für die verwundeten Gewebe den eben bezeichneten Erfolg und somit im vollsten Sinne des Wortes die Bedeutung einer Heilung.

[1]) Zur Kenntniss der Reorganisation im Pflanzenreiche. Bot. Zeitg. 1856, pag. 200.

Bildung von Wundkork ist die gewöhnlichste Heilung bei krautartigen und parenchymreichen Pflanzentheilen; also bei fleischigen Wurzeln und Knollen, bei den meisten Kräuterstengeln und Blattstielen, zum Theil wol auch an Blattflächen, wiewol an diesen häufig Callus gebildet wird; endlich heilen Succulenten wie die Cacteenstengel, die Blätter der Crassulaceen etc. gewöhnlich durch Kork. Der Vorgang besteht darin, dass während eine oberflächliche Schicht von Zellen der Wundfläche, die durch die Verletzung selbst getroffen und getödtet sind, vertrocknen, die diesen zunächst liegenden lebenden Zellen wiederholt durch Scheidewände sich theilen, welche sämmtlich der Wundfläche parallel orientirt sind. So bildet sich der Wundfläche folgend eine Schicht theilungsfähigen Zellgewebes, ein Meristem, dessen Zellen in der Richtung der Wundfläche ebenso breit wie ihre Mutterzellen, in radialer (zur Wunde rechtwinkeliger Richtung) aber schmal, mehr oder weniger tafelförmig und in dieser Richtung reihenweis geordnet sind. Diese Zellen enthalten Protoplasma und haben sehr dünne Membranen. In allen diesen Beziehungen gleicht dieses Meristem jedem normalen Korkmeristem, und in der That geht auch aus ihm unmittelbar der Wundkork hervor. Die nach aussen gelegenen Zellen dieses Meristems verwandeln sich nämlich in echte Korkzellen, indem ihre Membranen verkorken, und der Zellinhalt allmählich mit Luft vertauscht wird, womit zugleich die Fähigkeit der Zelltheilung verloren geht. Dagegen behalten die innersten Zellen des Meristems ihre Beschaffenheit und Theilungsfähigkeit bei. Der Wundkork stellt nun eine Schicht von Korkgewebe dar, an dessen Innenseite ein thätiges Meristem sich befindet, welches für die stete Erneuerung des Korkes von Innen her sorgt. Die Wunde ist nun mit Kork bedeckt, wodurch sie eine graue oder bräunliche, sich trocken anfühlende Beschaffenheit erhält. Die beschriebenen Veränderungen finden auf der ganzen Ausdehnung der Wundfläche statt, und das Wichtigste ist, dass sie sich ringsum an das Hautgewebe des nicht verletzten Theiles ansetzen, wodurch der Pflanzentheil sein Hautgewebe wieder vervollständigt. Ist das alte Hautgewebe eine Korkschicht, so setzt sich der Wundkork am Rande an diese an, derart dass das Meristem dieses in dasjenige der Korkschicht sich fortsetzt; ist die Haut des Pflanzentheiles eine Epidermis oder eine durch Sclerenchym verstärkte Epidermis, so setzt sich der Wundkork unmittelbar an diese Gewebe an. Es ist begreiflich, wie unter solchen Umständen jede Wundfläche, und sei sie noch so gross, durch Wundkork verheilen kann. Kartoffelknollen, die mitten durchgeschnitten sind, können, wenn sie vor zu raschem Austrocknen geschützt sind, auf ihrer ganzen Schnittfläche wieder eine Korkschale bilden. Jedoch ist immer die Bildung von Wundkork an gewisse Bedingungen geknüpft. Starke Trockenheit kann sie verhindern, nämlich wenn die Wundfläche im Verhältniss zum Volumen des Pflanzentheiles gross ist, weil dann der letztere zu leicht vertrocknet. Andererseits ist auch übermässige Feuchtigkeit der Wundkorkbildung hinderlich, weil sie tief eingreifende Zersetzungserscheinungen (s. unten) bedingt, und zwar auch schon an den kleinsten Wunden, weshalb doch im Allgemeinen trockene Luft der Wundheilung durch Kork viel günstiger ist, als grössere Feuchtigkeit.

II. Die Heilung durch Callus.

Callus bedeutet ursprünglich in der Gärtnersprache den Wulst, mit dem sich die Schnittfläche der Stecklinge überzieht. Der hierbei stattfindende Zellenbildungsprozess stimmt aber im Wesentlichen überein mit demjenigen bei der

Heilung von Wunden an vielen anderen Pflanzentheilen, so dass wir alle diese Heilungsprozesse hier zusammenfassen und die Bezeichnung Callus auf sie alle ausdehnen müssen. Das Wesen der Callusbildung besteht allgemein darin, dass die zunächst unter der Wunde gelegenen lebendigen Zellen gegen die Wundfläche vorwachsen, indem die nach dieser Seite gekehrten Zellwände sich in dieser Richtung vorwölben und zu Papillen oder kurzen Schläuchen auswachsen, meistens unter Zelltheilungen, doch auch ohne solche.

Der Callusbildung fähig sind sowol alle Arten Meristemzellen als auch die schon in Dauergewebe übergegangenen Parenchymzellen, wie Mark-, Rinde- und Mesophyllzellen, unfähig nur Holz,- Sclerenchym-, Korkzellen u. drgl. Es wird daher im günstigsten Falle, d. h. wenn kein der Callusbildung unfähiges Gewebe an der Wunde liegt, die letztere auf ihrer ganzen Fläche mit einem neuen bildungsfähigen Gewebe bedeckt. Dieser Callus bildet sich entweder nur zu einem neuen Hautgewebe aus oder wird zur Bildungsstätte neuer differenter Gewebe, welche den Verlust wieder vollständig ersetzen. Wo aber eine einigermassen grössere Fläche der Wunde aus einem der Callusbildung unfähigen Gewebe, z. B. aus dem nackten Holzkörper besteht, da tritt der unten näher zu besprechende Prozess der Ueberwallung ein.

1. **Verkorkender Callus als Wundendecke.** Die einfachste Form der Heilung durch Vermittlung von Callus ist diejenige, wo der auf der Wundfläche gebildete Callus bald zu wachsen aufhört und seine Zellmembranen eine chemische Veränderung erleiden, in Folge deren sie sich wie eine Cuticula oder wie Kork verhalten. Ein solcher Callus stellt sich dann anatomisch wie functionell als ein neugebildetes Hautgewebe dar, welches an den Wundrändern an das ursprüngliche (gewöhnlich Epidermis) sich anschliessend, die entblössten inneren Theile wieder vollständig bedeckt.

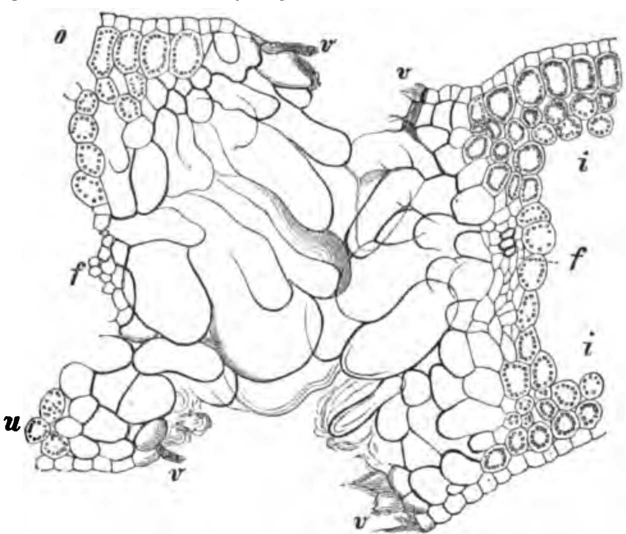
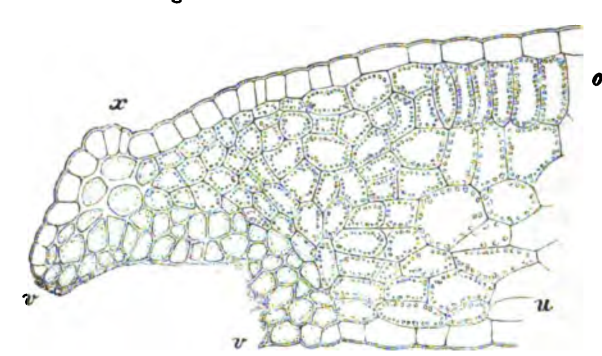


Fig. 14. (B. 100.)

Heilung einer Schnittwunde im Blatte von *Leucojum vernum* durch Callus. Querschnitt des Blattes. vvvv die Wundstellen mit abgestorbenen Geweberesten. Die Wunde war durch den zwischen den beiden Gewebelamellen f f liegenden Luftraum gegangen. Dieser ganz mit verkorkten, chlorophyllosen Calluszellen ausgefüllt. i i der angrenzende unversehrte Luftraum, der an seinen Rändern die Zellen unverändert zeigt, die in dem durchschnittenen Mesophyll und Luftraum zu Calluszellen geworden sind. o Ober-, u Unterseite des Blattes. 100fach vergr.

Dieser Heilungsprozess stellt sich besonders an den Wunden dünnerer Blätter ein. Je nach dem anatomischen Bau des Blattes und je nach der Art der Wunde mögen hierin wieder mancherlei Modificationen auftreten. Ich habe sie vergleichend untersucht an Blättern von typischem Monokotyledonenbau und an solchen von dem gewöhnlichen Bau der dicotyledonen Landpflanzen. Bei jenen handelte es sich um die Heilung von Stich- und Schnittwunden an Blättern, zu denen ich die Blätter von *Leucojum vernum* benutzte. Den Erfolg

zeigt Fig. 14. Die Wunden gehen hier immer durch die Lufträume hindurch. Man sieht bei v und v die Wunde in der Epidermis und dem Mesophyll mit den an den Wundrändern haftenden Resten der abgestorbenen verletzten Zellen. Der anfänglich hohle Luftraum zwischen f und f ist jetzt ausgefüllt mit Callus, welcher entstanden ist durch schlauchförmiges Auswachsen und ungemeine Vergrösserung nicht blos der unmittelbar hinter den verletzten Stellen des Mesophylls (hinter v) gelegenen Zellen, sondern auch sämmtlicher Zellen, welche die beiden Gewebelamellen an den dem geöffneten Luftraum angrenzenden Seiten bekleiden, und gerade dieser vorwiegend, wiewol diese Lamellen direkt gar nicht verletzt waren, ein Zeichen wie weit sich die Reaction der Wunde im Gewebe fortpflanzen kann. Von beiden Seiten sind die schlauchförmigen Calluszellen bis zur Berührung gegen einander gewachsen; eine Zellentheilung ist nicht oder vielleicht nur sehr unbedeutend in ihnen eingetreten. Da sämmtliche an den Luftraum angrenzenden Zellen zu Callus auswachsen und die Schläuche zum Theil an ihren Enden noch weiter anschwellen, so begreift sich, dass der ganze Luftraum, den die Wunde geöffnet hatte, verstopft, nämlich ganz ausgefüllt ist, und die Callusschläuche sich gegeneinanderpressen und theilweis regellos verschieben; es verwachsen sogar die aufeinander treffenden Calluszellen miteinander, wie aus der Figur und besonders daraus hervorgeht, dass die beiden Hälften der durch diese Stelle geführten dünnen Schnitte nicht auseinanderfallen. Die zu Callus gewordenen Zellen haben ihren Inhalt verloren, sie führen nur wässerigen Saft oder Luft; auch ihre Membranen haben ein verändertes Aussehen angenommen, welches an Kork erinnert; in der That bleibt bei Zusatz von concentrirter Schwefelsäure, in welcher sich das ganze normale Gewebe bis auf die höchst dünne Cuticula auflöst, der ganze Callus ungelöst. — Von Dicotyledonen untersuchte ich die Heilung der Wundränder der durch Insektenfrass durchlöcherten Blattflächen. An dergleichen Blättern von *Cornus sanguinea* bemerkte man besonders an der Oberseite an allen Löchern am Wundrande ringsum eine Vernarbung durch ein neugebildetes Gewebe, welches durch seine nicht grüne Farbe, höchstens leichte Röthung, von der angrenzenden, alten grünen Blattmasse ziemlich deutlich sich unterschied und durch welches die Weite des Loches etwas verkleinert, sehr kleine Löcher fast verschlossen wurden. Hier und bei vielen andern Pflanzen bildet sich hinter dem Vernarbungsrande ein gerötheter Saum, indem die Zellsäfte der angrenzenden Zellen, Epidermis und z. Th. Mesophyll, sich in der gewöhnlichen Weise durch einen rothen Farbstoff färben. Fig. 15 zeigt die stattgehabten Veränderungen an einem Durchschnitte des Randes der Wunde, welche hier mitten durch Mesophyll ohne Berührung eines Blattnerven gegangen war. Die Strecke von v bis v ist die Wundfläche, bedeckt mit einigen Ueberresten desorganisirter Zellen. In dem Theile von x an erkennt man die nach der Verwundung gebildete Calluswulst, und es ist sofort deutlich, dass hier auch die Epidermis sich daran betheiligt hat; das zwischen x und v liegende Stück Epidermis ist neugebildet, und zwar augenscheinlich dadurch, dass die der Wunde angrenzenden unverletzten Epidermiszellen wie gewöhnlich durch Wände rechtwinkelig zur Oberfläche sich getheilt haben. Auch an der Unterseite ist es deutlich, dass die hinter v liegenden Epidermiszellen etwas, wiewol weniger lebhaft, durch radiale Wände getheilt worden sind. In demselben Maasse ist auch das zwischen den beiden



(B. 101.) Fig. 15.

Heilung der Wundränder durch Insektenfrass durchlöcherter Blätter von *Cornus sanguinea*. Querschnitt des Blattes. v v der quer durch das Blatt gehende Wundrand mit Resten todter Zellen. Dahinter der neu gebildete Calluswulst, der besonders zwischen x und v unter Betheiligung der Epidermis stark entwickelt und unter Theilung der Mesophyllzellen nach allen Richtungen entstanden ist. Am rechten Rande zeigt das Mesophyll seine normale Gewebeform; o die Ober-, u die Unterseite des Blattes. 200fach vergrössert.

Epidermen liegende Mesophyll an der Callusbildung betheiligt. Es hat also auch hier ein Vorwachsen der Mesophyllzellen rechtwinklig zur Wundfläche stattgefunden, jedoch zugleich unter lebhafter Zelltheilung in verschiedenen Richtungen, so dass der Callus hier in einer erheblich anderen Form, nämlich als kleinzelliges parenchymatöses Gewebe erscheint. Dasselbe ist wiederum in der ganzen Wundfläche durch etwas dickere Membranen und durch einen verminderten farblosen Zelleninhalt ausgezeichnet. Auch hier zeigte es die Reaction des Korkes. Es fällt auf, dass noch weit von der Wundfläche aus rückwärts im Mesophyll die Folge der Verwundung in regerer Zelltheilung ihren Ausdruck gefunden hat, wodurch der normale Bau des Mesophylls, wie er bei o und u hervortritt, ganz verwischt ist. — Ein abermals anderer Typus in der Bildung verkorkenden Callus, noch mehr an eigentlichen Kork erinnernd, wird von WALDENBURG[1]) beschrieben, bei dessen Versuchen es sich um Stichwunden in Stengeln krautartiger Pflanzen handelte. An Kartoffelstengeln hatten die unter einer dünnen Schicht zerstörten Gewebes zunächst an die Wunde angrenzenden Parenchymzellen sich bedeutend nach der Wundfläche hin verlängert, ihre Membranen stärker verdickt und durch eine grössere Anzahl paralleler dünnerer Scheidewände rechtwinklig zu jener Ausdehnungsrichtung sich getheilt, so dass das Ganze das Bild eines Korkgewebes zeigte. Bei Gurken und Kürbissen, scheint der Erfolg mehr dem oben an den Blättern von *Cornus sanguinea* erzielten entsprochen zu haben, indem die gegen die Wundfläche hin wuchernden Calluszellen durch Theilung nach verschiedenen Richtungen hin ein kleinzelliges unregelmässiges Gewebe gebildet hatten. An ebenso verwundeten Bohnenstengeln blieb Rinde- und Markparenchym unthätig, und der Callus bildete sich nur aus dem Cambium. Quetschwunden, mittelst einer Pincette an der Peripherie derselben Pflanzenstengel hervorgebracht, heilten nach WALDENBURG unter starker Wucherung von Callus aus den lebendig gebliebenen Parenchymzellen unter den durch den Druck getödteten Zellen, so dass sich eine aus festem Gewebe bestehende Anschwellung am Stengel bildete.

2. **Callus an Stecklingen.** Die Heilung der Schnittfläche der Stecklinge durch Callus findet besonders bei den Holzpflanzen statt. Derselbe kann nach KRÜGER's[2]) und den noch genaueren und ausgedehnteren Untersuchungen STOLL's[3]) durch verschiedene Gewebe der Schnittfläche erzeugt werden, und es sind von dieser Fähigkeit nur die eigentlichen Holzzellen, die Bastfasern und die Epidermiszellen ausgenommen, und überall ist es das Cambium, welches dieses Wachsthum hauptsächlich zeigt und zuerst damit beginnt; bisweilen geht auch diese Thätigkeit vom Cambium allein aus. Jedes der zur Callusbildung beitragenden verschiedenen Gewebe zeigt dieselbe Veränderung: Die Querscheidewände der der Schnittfläche zunächst liegenden unversehrten Zellen wölben sich vor, strecken sich weiter in die Länge und theilen sich wiederholt durch Querwände. In den durchschnittenen Gefässen bilden sich die unter dem Namen Thyllen bekannten zelligen Ausfüllungen; diese Zellen können durch ihr Wachsthum aus den angeschnittenen Gefässen herausquellen und ebenfalls an der Callusbildung Theil nehmen. In Folge der später auch in anderen Richtungen eintretenden Zelltheilungen dehnt sich der Callus weiter über die Schnittfläche aus. Nun tritt in ihm eine Gewebedifferenzirung ein, die in den meisten Fällen und in der Hauptsache beschränkt ist auf die Herstellung eines korkbildenden Meristems etwa 2—3 Zellschichten unterhalb der Oberfläche, wodurch ein Verschluss durch Kork geschaffen wird. Eine ganz ähnliche Callusbildung fand MAGNUS[4]) an Blattstecklingen von *Hyacinthus orientalis*. In einem Falle, bei *Hibiscus reginae*, beobachtete STOLL eine später eintretende noch weiter gehende Differenzirung

[1]) Krankheiten des Pflanzengewebes in Folge von Reizungen etc. Archiv. f. pathol. Anat. XXVII. pag. 145. Taf. V.

[2]) Ueber die Bildung des Callus bei Stecklingen. Bot. Zeitg. 1874 Nr. 46 ff.

[3]) Bot. Zeitg. 1860. pag. 369.

[4]) Bot. Ver. der Prov. Brandenburg, 30. Mai 1873.

im Callus: es bildet sich ein Meristem, welches von der Cambiumschicht der Schnittfläche aus unter dem Holz und dem Mark sich hinzieht; dasselbe stellt eine neue Cambiumschicht dar, welche nach Jahresfrist nach oben Holzelemente mit Markstrahlen, nach unten Bastelemente absondert, so dass an der Schnittfläche eine Kappe entsteht, deren einzelne Gewebe mit den gleichnamigen des Stecklinges zusammenhängen. Die Nebenwurzeln, die der Steckling treibt, entspringen nie in, sondern dicht über dem Callus.

3. Regeneration des Vegetationspunktes aus Callus. An den Wurzeln der Angiospermen tritt nach PRANTL[1]) wenn die Wurzelspitze dicht hinter dem Scheitel abgeschnitten worden ist, eine vollständige Regeneration des Vegetationspunktes ein, durch den die Wurzel wieder weiter zu wachsen fähig wird. Es bildet sich zunächst aus allen Zellen der Schnittfläche in der gewöhnlichen Weise ein Callus, der die Form einer Kugelschale hat, weil das Wachsthum der Zellen von der Epidermis nach dem centralen Fibrovasalkörper hin zunimmt. In diesem Callus differenzirt sich eine neue Epidermis, indem von aussen beginnend in jeder Zellreihe eine Zelle in der für die Epidermis charakteristischen Weise sich ausbildet und von nun an durch radiale Wände sich theilt. Die neue Epidermis stammt sonach aus allen einzelnen Geweben des alten Wurzelkörpers. Der ausserhalb der neuen Epidermis liegende Theil des Callus fungirt als Wurzelhaube. Die Regeneration des Vegetationspunktes erreicht nun ihre Vollständigkeit dadurch, dass die unter der neuen Epidermis liegenden Zellen durch Theilungen sich vermehren, so dass nun Rinde und Fibrovasalkörper aus ihren gleichnamigen Geweben ebenfalls regenerirt werden.

Wenn die Wurzelspitze etwas weiter hinter dem Scheitel abgeschnitten wird, so wächst nur aus dem Procambium des Fibrovasalkörpers ein fortbildungsfähiger Callus hervor, in welchem sich dann der neue Vegetationspunkt constituirt; das übrige Gewebe der Schnittfläche bildet nur unbedeutend Callus. Durch dieselben Prozesse findet auch bei längsgespaltenen Wurzeln Heilung statt, indem beide Längshälften zu je einer neuen vollständigen Wurzelspitze werden. Wenn endlich der Querschnitt noch weiter hinter dem Scheitel geführt ist, so entsteht nur aus der Rinde ein Callus, der die Wunde überzieht und in Dauergewebe übergeht, und es tritt überhaupt keine Regeneration ein.

An einem jungen Köpfchen von *Helianthus annuus*, dessen breite Achse am Scheitel verletzt worden war und dort aufgehört hatte, weiter zu wachsen, fand SACHS[2]), dass sich in einer Zone unterhalb dieser Stelle gleichsam ein ringförmiger Vegetationspunkt constituirt hatte, an welchem neue Deckblätter und Blüthen angelegt wurden, die nun aber an dem darüberliegenden Scheitel in der Richtung von oben nach unten entstanden, so dass die Deckblätter nun auch in entgegengesetzter Weise oberhalb ihrer zugehörigen Blüthen standen.

4. **Regeneration von Cambium, Rinde, Bast und Holz aus Callus auf der Wundfläche.** Wenn Stämme oder Wurzeln an ihren weiter ausgebildeten Theilen Wunden bekommen, welche bis in das System der Fibrovasalbündel gehen, so tritt zunächst wieder die gewöhnliche Bildung eines Callus ein; in letzterem aber constituirt sich nun ein neues Cambium, durch welches die verlorengegangenen Theile des Fibrovasalbündelsystems regenerirt werden. An

[1]) Untersuchungen über die Regeneration des Vegetationspunktes an Angiospermenwurzeln in SACHS Arbeiten des bot. Inst. Würzburg. Heft IV.

[2]) Lehrbuch d. Botanik. 4. Aufl. pag. 174, Fig. 126.

unter der Spitze gespaltenen Stengeln krautartiger und holziger Pflanzen sah KNY[1]) die Schnittflächen sich mit Callus bedecken. In einer mehrere Zellschichten unter der Oberfläche desselben liegenden Zone wurden die Theilungen besonders lebhaft; es constituirte sich ein Cambium, welches sich beiderseits dem Cambium der alten Fibrovasalstränge anfügte und nun ebenfalls Bast- und Holzelemente erzeugte, so dass der Kreis der Fibrovasalstränge in jeder Hälfte sich wieder schloss. Die freie Seite der Calluswülste hatte eine Korkschicht gebildet. Dieselbe Regeneration beobachtete MAGNUS[2]) an der Schälwunde einer Möhrenwurzel.

Ganz ähnlich geschieht die Regeneration der Rinde auf dem entrindeten Holze bei Schälwunden der Holzpflanzen. Bedingung derselben ist, dass die Zellen der Cambiumschicht lebendig auf dem Holze erhalten bleiben. Geschieht das Abschälen ohne besondere Vorsichtsmaassregeln, so werden dieselben zerstört und es tritt auf der entblössten Fläche des Holzes keinerlei Regeneration ein, die Heilung geschieht von den Wundrändern aus durch Ueberwallung (s. unten). Besonders leicht gelingt der Versuch zur Frühjahrszeit, weil dann die Cambiumzellen sich leichter unversehrt trennen. Jeder mechanische Eingriff, schon ein Abwischen oder Berühren mit dem Finger kann die entblössten Cambiumzellen tödten, ebenso zu starke Austrocknung. Durch Bedecken mit Glas, Bleifolie u. dgl. kann letzteres verhütet werden, und schon ältere Physiologen wussten, dass man dadurch die Regeneration der Rinde erzielen kann[3]). Der Erfolg besteht darin, dass auf der Wundblösse Granulationen sich bilden, welche aus Callus bestehen, nach und nach zusammenfliessen und endlich zu neuer Rinde und neuem Cambium werden. Während man früher glaubte, dass diese Neubildungen nur von den Endigungen der Markstrahlen ausgehen[4]), hat zuerst TRECUL[5]) gezeigt, und nach ihm Andere, wie C. KOCH[6]), SORAUER[7]) und STOLL[8]) bestätigt, dass die Regeneration von dem gesammten Cambium ausgeht. Es entsteht durch Quertheilung der stehengebliebenen Cambiumzellen ein parenchymatisches Gewebe (Fig. 16). Dieses nimmt an Dicke nicht unbeträchtlich zu; es wachsen nämlich alle äusseren Zellen desselben in radialer Richtung schlauchartig vor und theilen sich dabei durch tangential stehende Längsscheidewände. Die Anordnung der Zellen des Callus stellt daher ziemlich regelmässige radiale Zellenreihen vor, welche die Fortsetzungen derjenigen der Elementarorgane des alten Holzes sind. Darin liegt der Grund, dass das aus dem Callus neu sich bildende Holz hinsichtlich der Anordnung der Holzzellen und der Markstrahlen mit dem alten Holze, dem es sich auflagert, correspondirt. Aus TRECUL's Darstellung scheint hervorzugehen, dass entweder die innersten, dem alten Holze unmittelbar angrenzenden Zellen des Callus oder eine weiter nach aussen liegende Zellenschicht desselben die Beschaffenheit eines Cambiums

---

[1]) Sitzungsber. d. Gesellsch. naturf. Freunde zu Berlin, 19. Juni 1877.

[2]) Sitzungsber. des bot. Ver. d. Prov. Brandenburg, 28. März 1879.

[3]) Vergl. DUHAMEL, Physique des arbres, II. pag. 42. und TREVIRANUS, Physiol. d. Gew., II. pag. 222.

[4]) Vergl. MEYEN, Pflanzenpathologie, pag. 15 ff.; TH. HARTIG, Bot. Zeitg. 1863. pag. 286.

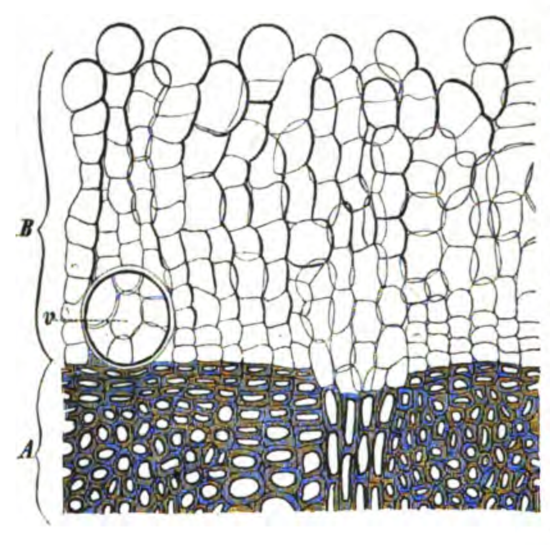
[5]) Reproduction du bois et de l'écorce. Annal. des. sc. natur. 3. sér. T. XIX. 1853. pag. 157 ff.

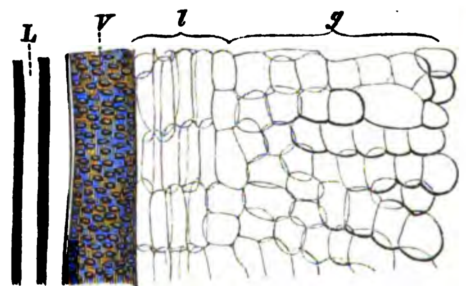
[6]) Wochenschr. f. Gärtnerei u. Pflanzenkunde. 1872. No. 31.

[7]) Handbuch d. Pflanzenkrankheiten, pag. 160.

[8]) Bot. Zeitg. 1874, pag. 796.

annimmt, d. h. in der Theilung durch tangentiale Längswände andauernd fortfährt, während die von dieser Schicht aus einwärts liegenden Zellen wenigstens theilweis den Charakter von Holzzellen, Gefässzellen und Markstrahlen, die nach auswärts liegenden die Eigenschaften des Bastgewebes annehmen. Zugleich constituirt sich nahe der Oberfläche des Callus ein Korkmeristem, welches die Korkschicht der neuen Rinde erzeugt. Wiewol sämmtliche Cambiumzellen der Erzeugung von Callus fähig sind, so zeigen doch Trecul's Untersuchungen, dass in manchen Fällen den an den Enden der Markstrahlen stehenden Zellen hierbei der grösste Antheil zukommt, was auch nicht Wunder nehmen kann, da die Markstrahlen jedenfalls vorwiegend die zur Bildung des Callus bestimmten Nährstoffe zuführen. Man sieht oft die von den Markstrahlen ausgehenden Zellen des Callus reichlich vermehrt, förmliche Büschel von Schläuchen oder Zellreihen darstellen, die sich nach den Seiten hin weiter ausbreiten; daraus erklärt sich die Meinung älterer Beobachter, dass die Regeneration von den Markstrahlen allein ausgehe.





(B. 102.) Fig. 16.

Regeneration der Rinde an einer Schälwunde des Holzkörpers von Robinia, im ersten Stadium nach der Verwundung, die Bildung von Callus aus Cambium zeigend. A Querschnitt durch die jüngste Holzschicht, aus Holzzellen und einem Markstrahl bestehend. B die in radialen Reihen liegenden neugebildeten Calluszellen, die sowol aus den vor den Holzzellen, wie aus den vor dem Markstrahle stehenden Cambiumzellen hervorgegangen sind. v ein vor der Verwundung gebildetes und stehen gebliebenes grosses Gefäss. Darunter der radiale Längsschnitt durch eine solche Stelle. L Holzzellen, V ein Gefäss, l Cambiumzellen durch Quertheilung zu Parenchymzellen geworden; g die aus diesen hervorgegangenen eigentlichen Calluszellen. Nach Trecul.

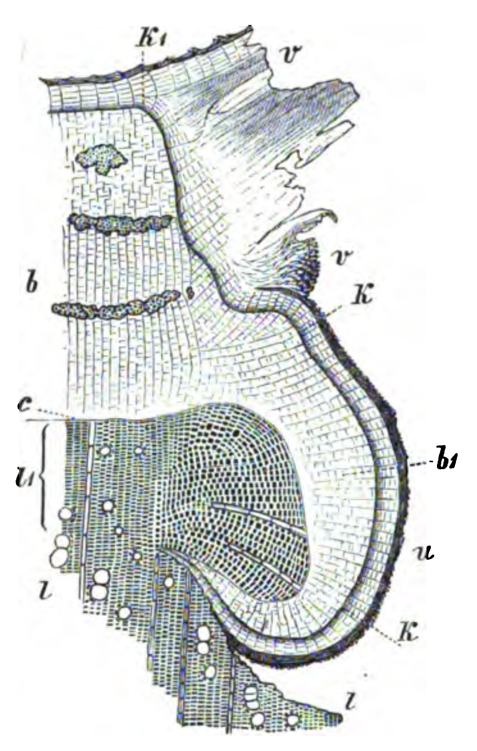
Wenn Rindelappen vom Stamme abgelöst, aber an einer Seite noch mit der unversehrten Rinde zusammenhängen, so können sie ebenfalls auf ihrer Innenseite Holz und Rinde reproduciren, was nach Trecul's Untersuchungen wiederum durch die an der Innenseite stehen gebliebenen Cambiumzellen veranlasst wird.

III. Die Heilung der Holzwunden durch Ueberwallung.

Ueberall, wo der Holzkörper selbst verwundet ist oder wo nach Abschälen oder Abnagen der Rinde die Cambiumschicht zerstört ist, findet auf dem entblössten Holzkörper keinerlei Neubildung statt. Auch hier geht die zur Heilung führende Reproduction nur von der lebendigen Cambiumschicht aus; diese befindet sich hier rings um den Rand der Wunde, weil jede bis aufs Holz gehende

Verletzung nothwendig Rinde, Bast und Cambium durchschneidet. Es wächst nun allmählich von den Wundrändern aus über die Holzblösse hin ein Wulst, welcher nach aussen aus Rinde und Bast, innerlich aus Holz besteht und zwischen beiden Theilen eine neue Cambiumschicht besitzt, durch deren Bildungsthätigkeit die Wülste sich immer mehr ausbreiten bis sie endlich die Wundfläche ganz verdeckt haben. Diese Erscheinung, die ausnahmslos bei allen Laub- und Nadelhölzern stattfinden kann, ist unter dem Namen Ueberwallung oder Verwallung bekannt.

Die erste Veränderung, welche am Wundrande die Bildung des Ueberwallungswulstes einleitet, ist nichts anderes als die gewöhnliche Heilung der Wunden parenchymatischer und cambialer Gewebe durch Verschluss mittelst Wundkork und Callus. Am Rande jeder Holzblösse sind nothwendig Rinde, Bast und Cambium verletzt, und diese schmalen Wundstellen verheilen zuerst. Die am Wundrande liegenden Cambiumzellen und innersten jüngsten Weichbastzellen theilen sich durch Quer- und Längswände und bilden so einen aus isodiametrischen Zellen bestehenden Callus. Im ganzen übrigen Bast- und Rindegewebe aber differenzirt sich nahe der Wunde ein korkbildendes Meristem, welches sich einerseits an das normale Korkmeristem unter der Oberfläche des Stammes ansetzt, von da parallel der Rindenwunde hinzieht und bis in den von der Cambiumschicht gebildeten Callus sich erstreckt (Fig. 17, kk_1). In letzterem differenzirt sich nun ebenfalls nahe der Oberfläche ein korkbildendes Meristem, als unmittelbare Fortsetzung jenes. Die oberflächliche, normale Korkschicht des Baumes, das sogenannte Periderm, wendet sich also hier in einem Bogen nach der Holzblösse. An der Aussenseite desselben haften die den anfänglichen Wundrand bildenden Gewebepartien der Rinde und des Periderms, welche durch die neue Korkschicht abgeschnitten sind und vertrocknen (Fig. 17, vv). Die innersten Zellen des Callus, welche mit den ursprünglichen Cambiumzellen in Berührung stehen, nehmen nun ebenfalls den Charakter eines Cambiums an. Die Theilungswände desselben orientiren sich so, dass sie der neugebildeten Korkschicht ungefähr parallel stehen. Es lenkt also auch die Cambiumschicht nach der Wunde hin um. Aus dieser Orientirung des Korkmeristems und des Cambiums am Wundrande folgt nothwendig, dass die von nun an aus diesen Meristemen erzeugten Zellgewebsmassen als ein Wulst über die Holzblösse hinwuchern. Derjenige Theil des anfänglich gebildeten Callus, welcher zwischen dessen Korkmeristem und dessen Cambium übrig bleibt, nimmt die Beschaffenheit von Rinde an, die nun durch die anhebende Thätigkeit des Calluscambiums weiter erstarkt. Ebenso bildet nun auch das Calluscambium Holz. Da die Theilungswände desselben zur Oberfläche des Ueberwallungswulstes tangential stehen, so liegen auch die hier gebildeten Holzzellen in radialen Reihen (vergl. Fig. 17). An Querwunden, sowol an den oberen wie an den unteren, stehen diese Zellreihen des Ueberwallungsholzes zur Stammachse radial, in ungefähr gleicher Richtung wie die über oder unter ihnen stehenden des alten Holzes. An Längswundrändern dagegen divergiren sie, denn hier bilden sich die der Wunde benachbarten radial zur Stammoberfläche fort, während die nach der Holzblösse plötzlich umgelenkte neue Cambiumschicht die Holzzellreihen in Richtungen ablegt, die zu ihr nahezu rechtwinkelig stehen, so dass dieselben hier in ungefähr einem Viertelkreisbogen divergiren (vergl. Fig. 17). — Die Zusammensetzung jedes zuerst aus dem Callus hervorgehenden Holzgewebes ist, wie zuerst von TRECUL, später auch von DE VRIES beobachtet wurde, eine abnorme; dieses Wundholz ist von dem vor der Verwundung vor-



(B. 103.) Fig. 17.

Anfang der Ueberwallung einer Flachwunde eines mehrjährigen Astes von *Acer campestre*. Querschnitt durch den Ast. ll das alte Holz am Wundrande (rechts die Holzblösse). l_1 das nach der Verwundung gebildete Holz. u der während dieser Zeit entstandene Anfang des Ueberwallungswulstes. c die Cambiumschicht, die sich in den Ueberwallungswulst fortsetzt. b Bast. b_1 Bast der Ueberwallung. kk das Korkmeristem der Ueberwallung, welches bis an dasjenige des Astes sich fortsetzt, und dieses bei k_1 erreicht. vv Wundstelle und abgestorbene Gewebstheile des Bastes ausserhalb der neuen Korkschicht. 60fach vergrössert.

handenen normalen Holz scharf abgegrenzt; die dann folgenden Holzschichten werden dem normalen Holze um so ähnlicher, je später nach der Verwundung sie entstehen, bis zuletzt wieder normales Holz gebildet wird. Dieser Satz gilt zunächst für alles aus Callus hervorgehende Ueberwallungsholz sowol an Quer-, wie an Längswunden. Da der Callus durch Quertheilungen der Cambiumzellen entsteht, und seine Zellen daher isodiametrisch sind, so haben auch die ersten daraus hervorgehenden Holzzellen ungefähr diese Gestalt. Ausserdem treten aber auch schon anfänglich in diesem Wundholze ähnlich wie im normalen Holze Gefässe in Gruppen stehend auf; es sind das aber nur enge, nicht normal weite Gefässe, und sie bestehen aus ebenfalls kurzen Gefässzellen. Aber bald folgen Holzzellen, die etwas länger sind und anfangen sich zuzuspitzen, während andere ihre rundliche polyëdrische Form behalten und zu den Anfängen der Markstrahlen werden. So folgt auf die faserfreie Periode bald eine durch Holzfasern ausgezeichnete. Die Zahl der letzteren wird dann immer grösser, so dass die Gefässzellen, das Holzparenchym und die Markstrahlen auf das normale Verhältniss zurückgedrängt werden. Zugleich nehmen die Zellen der neuen Cambiumschicht durch wirkliches Längenwachsthum allmählich wieder grössere Länge an, so dass mithin auch die von ihnen abstammenden Holzzellen in gleichem Maasse länger werden. Nach einiger Zeit ist das Ueberwallungsholz normal, und auch die Jahresringe, die hier bogenförmig, der Oberfläche des Wulstes parallel laufen, sind deutlich ausgeprägt.

Ausser im Ueberwallungswulste findet aber bei Querwunden, nicht bei Längswunden, auch bis in eine gewisse Entfernung von denselben Bildung von Wundholz statt. Es beruht dies darauf, dass die Quertheilung der Cambiumzellen, die als nächste Folge der Verwundung eintritt, vom Wundrande aus rückwärts sich weiter erstreckt, was an ähnliche Erscheinungen bei der Bildung des Callus bei anderen Pflanzentheilen erinnert. So hat DE VRIES z. B. am oberen Wundrande einer Ringelwunde von *Caragana arborescens* bis in eine Entfernung von 2 Centim. über der Wunde, in Spuren sogar noch bis 7 Centim. die Abweichung im Baue des im ersten Jahre nach der Verwundung erzeugten Holzes gefunden. Unmittelbar über dem Wundrande wird kurzzelliges paren-

chymatisches Wundholz mit eng- und kurzzelligen Gefässsträngen gebildet, ganz gleich demjenigen, welches aus dem Callus entsteht, und in welches dieses unmittelbar übergeht. Mit zunehmender Entfernung von der Wunde vermindert sich die Quertheilung der Cambiumzellen, so dass endlich nur zwei- und einmal getheilte gefunden werden, und im Einklange damit nimmt die Abnormität des Holzes stufenweis mit der Entfernung von der Wunde ab. Auch hier kehrt mit der Zeit die Holzbildung zur Norm zurück. Bei Längswunden, die der Achse parallel sind, tritt dagegen seitlich der Wunde keine Quertheilung der Cambiumzellen und kein abnormer Bau des Holzes auf. Schiefe Wunden, zu denen auch die Spiralwunden gehören, verhalten sich nach DE VRIES in dieser Beziehung wie Querwunden: stets erstreckt sich das Wundholz soweit wie die Projection der Wunde auf demselben Querschnitt, was besonders bei kurzen schiefstehenden Wunden hervortritt, indem hier seitlich derselben kein Wundholz gebildet wird.

Der Ueberwallungswulst breitet sich in Folge seines jährlichen Wachsthums allmählich über die Wundfläche aus, immer mit convexen Rändern, die meistens wegen des an jedem Punkte unabhängig von der Nachbarschaft stattfindenden Wachsthumes keine regelmässige Grenzlinie bilden, sondern oft mehr oder weniger wellenförmig oder gekerbt sind. Die Ueberwallungen bieten daher ganz das Bild einer zähflüssigen Masse, welche sich langsam über eine Fläche hin ergossen hat. Wenn die Verwallungswülste ungestört sich fortentwickeln, so überziehen sie endlich die Wundblösse ganz, indem sie an irgend einem Punkte derselben zusammentreffen. Sie vereinigen sich dann wirklich mit einander, indem ihre Cambiumschichten sich an einander schliessen, so dass der Stamm von diesem Zeitpunkte an wieder eine completes, ringsum gehendes Cambium besitzt. Eine Verwachsung des Holzes der Wundfläche mit der Ueberwallung findet aber nicht statt, letztere liegt demselben nur mechanisch an, und man findet beim Durchsägen des Holzes zu jeder späteren Zeit die Grenze zwischen beiden scharf markirt.

Die Ueberwallung zeigt je nach den Orten, an denen sie stattfindet, und je nach Form und Grösse der Wundfläche mancherlei Verschiedenheiten. Ein einfacher, bis ins Holz gehender Einschnitt, wie er bei dem im Obstbau üblichen Schröpfen gemacht wird, füllt sich nach DE VRIES (l. c.) mit Callus aus, in welchem die oben beschriebene Regeneration von Rinde stattfindet; wenn aber die Schnittränder vertrocknen, so schliesst sich die Wunde durch Ueberwallungen von beiden Seiten aus. Die in Form von Zeichen und Inschriften gemachten Einschnitte werden ebenfalls durch die Ueberwallung eingeschlossen, wobei sich diese in die Vertiefungen des Einschnittes einsenkt und auf ihrer Innenseite die Figur des Einschnittes in erhabener Form annimmt[1]. Ebenso werden auch fremde Körper, welche zufällig in das Bereich der Holzlagen gerathen, in den Stämmen durch Ueberwallung eingeschlossen. Als solche hat man gefunden[2]: Früchte (Eicheln, Haselnüsse), Steine, Münzen, Hörner, Knochen, Kreuze, Kettenglieder, Theile von Gartenzäunen etc.

Die Aststumpfe haben, sobald sie abgestorben sind, für den Stamm die Bedeutung von Wunden, weil die lebendige Cambiumschicht des Stammes sich nicht mehr auf den Ast fortsetzt, sondern hier unterbrochen ist. Es bildet sich eine Ueberwallung, welche den Aststumpf endlich einzuschliessen sucht. Ein organischer Zusammenhang der Ueberwallung mit den todten Aststumpfen tritt ebenfalls nicht ein, daher fallen die letzteren beim Zersägen als sogenannte todte oder ausfallende Aeste heraus und lassen die bekannten Astlöcher zurück. Wenn

---

[1]) Vergl. GÖPPERT, Ueber Inschriften und Zeichen in lebenden Bäumen. Breslau 1869, und Ueber die Folgen äusserer Verletzungen der Bäume. Breslau 1873, pag. 1—3.

[2]) GÖPPERT, Folgen äusserer Verletzungen, pag. 3. und MOQUIN-TANDON, Pflanzen-Teratologie, pag. 273.

dagegen, wie es nach R. HARTIG[1]) häufig vorkommt, die Basis eines abgestorbenen Astes lebendig bleibt, so gehen, da sich die thätige Cambiumschicht auf die Astbasis fortsetzt, auch die neuen Holzlagen auf diese über und verdicken ihn ebenfalls. Hier ist also das Einwachsen des Aststumpfes eine organische Verwachsung. Der Baum schützt auf diese Weise gleichsam sein Inneres vor todten Aesten. Am raschesten erfolgt die Ueberwallung, wenn der Ast hart am Stamme abgesägt worden ist. Die Ueberwallungswülste dringen von den seitlichen Rändern der Wunde her am raschesten vor und treffen endlich in der Mitte zusammen. Dieses mag seinen Grund wol darin haben, dass an den beiden seitlichen Rändern der Wunde wegen des Fehlens der Rinde der Druck auf das Cambium vermindert ist, während am oberen und unteren Wundrande der Rindendruck fortbesteht, weil hier die Rinde noch als ein ununterbrochenes Band um den Stamm sich herumzieht. Auch übt wol die anfangs noch dünne Rinde des Ueberwallungswulstes ebenfalls einen geringeren Druck als die alte, starke Borke. Wie schon erwähnt bleibt im Holze jede einstmalige Wundblösse auch nach Bedeckung mit Ueberwallung dauernd an einer Linie bemerkbar, die auf dem Quersdurchschnitte zum Vorschein kommt. Ebenso bleiben die convexen Linien der Jahresringe der Ueberwallungen im Holzkörper unverändert kenntlich. Dies gilt besonders von den Schälwunden, deren Jahr und Grösse man darnach auf dem Querschnitte genau ermitteln kann. Ueberwallung kann bedeckt von alter Rinde, eintreten, wo das Cambium an einer Stelle abgestorben ist, ohne dass die darüber liegende Rinde zerstört ist, wie bei Borkenkäferfrass (Fig. 8) und bei der Gummikrankheit (Fig. 11). — Am schwersten heilen die in radialer Richtung in den Holzkörper eindringenden Spaltwunden, weil so tiefe Spalten durch Ueberwallungsmasse nicht ausgefüllt werden können. Hierher gehören die Frostspalten (s. unter Temperatur), bei denen der Heilungsprozess noch dadurch erschwert wird, dass dieselben bei Frost immer wieder aufspringen. Die Ueberwallungen der beiden Wundränder berühren sich nur als nach aussen convexe Wülste, und da sich nach dem Aufspringen die nächste Jahresschicht wieder mit nach aussen gerichteter Convexität über die frühere legt, u. s. f., so bilden sich, so lange der Verschluss nicht gelingt, leistenartige Hervorragungen, sogenannte Frostleisten, die in der Mitte von der Spalte durchzogen sind. Bei Spaltwunden, die von grosser Breite sind, z. B. an ausgefaulten Stellen, haben die von den Rändern entspringenden Ueberwallungen genügend Raum, um sich als völlig halbrunde Wülste auszubilden. Da diese nun allseitig berindet sind, so ist es auch die Holzdecke, zu der sie endlich über der Höhlung zusammenschliessen. Und diese kann nun auch durch ihre innere Cambiumschicht jahrelang nach einwärts fortwachsen, so dass sich traubenförmige Holzwülste bilden, welche den Hohlraum theilweis ausfüllen. Aehnliches zeigt sich bei den hohlen Bäumen. Wenn die Höhle eines solchen Stammes sich nach aussen geöffnet hat, der Stamm der Länge nach sich spaltet oder vom Sturm in mehrere Theile zerrissen wird, so kann jedes Stück, dafern es noch gesundes Holz hat und mit Wurzeln in Verbindung steht, fortleben, und es bildet sich an den Rändern eine Ueberwallung, durch welche nach und nach auch die Innenseite des hohlen Baumes, wenigstens stellenweis sich berindet und die einzelnen Theile gleichsam wie besondere Stämme sich ringsum verdicken. An alten hohlen Linden ist diese Bildung bisweilen zu finden. An solchen Ueberwallungen können sich Adventivknospen oder Adventivwurzeln bilden. Der Baum treibt in solchem Falle Aeste und Wurzeln in die Höhlung seines eigenen Stammes. Die Bildung derartiger Luftwurzeln ist in hohlen Weiden nicht selten; ferner ist sie beobachtet worden an Linden, Birken, Ebereschen, Rosskastanien.

Von den Querwundrändern zeigt sich gewöhnlich der obere entweder allein oder stärker als der untere überwallt. Am bekanntesten ist dieser Erfolg beim Ringelschnitt. Auch bei spiraligen Wunden spricht sich dasselbe Verhältniss aus; solche Stämme bekommen einen spiralig verlaufenden Holzwulst, der vom oberen Wundrande ausgeht. Wenn zwischen zwei Baumstämmen Bänke oder ähnliche Gegenstände angebracht sind, die bis ins Holz eingesetzt sind, so breiten sich die Ueberwallungen auf der oberen Fläche dieser Körper aus.

Verwachsung von Stämmen, Zweigen und Wurzeln mit einander. Ebenso wie fremde leblose Körper in das Bereich des Dickenwachsthums eines Stammes kommen, dadurch denselben verwunden und dann von diesem über-

[1]) Zersetzungserscheinungen des Holzes. Berlin 1878, pag. 68, 133, Taf. XIX. Fig. 2.

wallt werden können, ist dies auch zwischen Baumstämmen, Zweigen und Wurzeln, die durch ihre Nähe zusammengerathen, möglich, und die endliche Folge ist eine feste Verwachsung dieser Theile. Sie findet je nach der Stellung des letzteren bald der Länge nach, bald in schiefer Richtung, bald rechtwinkelig statt, wenn beide Theile sich kreuzen. So lange die Organe von ihrer Rinde bedeckt sind, drücken sie sich wol in einander ein; aber eine organische Verwachsung findet erst statt, wenn in Folge der gegenseitigen Reibung und des Druckes die Rinde sich soweit vermindert hat, dass die beiderseitigen Cambiumschichten zur Vereinigung kommen. Da die Berührung meist nicht an allen Punkten gleichmässig erfolgt, so bleiben an der Contactfläche auch noch Rindetheile vertrocknet stehen und werden eingeschlossen. Auch kann die Cambiumschicht an denjenigen Stellen, wo die beiderseitigen Holzkörper einander gerade gegenüberstehen, wegen Raummangel sich nicht weiter entwickeln und stirbt daselbst ab. Daher ist die Grenze zwischen den beiden Holzkörpern später gewöhnlich an einigen Resten alten Gewebes noch zu erkennen. Eine fortbildungsfähige Verwachsung findet aber da statt, wo an den Rändern der Contactfläche die beiden Cambiumschichten aufeinandertreffen. Hier vereinigen sie sich zu einer Schicht, welche nun die beiden Holzkörper zusammen umgiebt. Von nun an legt sich jährlich um beide ein gemeinsamer Holzring, der wegen des Winkels, den beide Stämme an der Seite ihrer Contactfläche bilden, daselbst eine Einbuchtung macht, die aber von Jahr zu Jahr sich mehr ausgleicht. Nach langer Zeit ist aus beiden ein Stamm mit kreisförmigen, einfachen äusseren Jahresringen geworden; auf dem Durchschnitte zeigt er seinen Ursprung aus zweien an den beiden eingeschachtelten Holzkörpern mit je besonderen Markcentren und Jahresringen. Es ist hiernach erklärlich warum Stämme mit starker Borkebildung weniger leicht verwachsen als glattrindige. Bemerkenswerth ist der Einfluss der natürlichen Verwandtschaft. Nach GÖPPERT's[1]) bestimmter Behauptung gegenüber den mancherlei gegentheiligen Angaben[2]), die er als Täuschungen bezeichnet, findet zwischen Stämmen verschiedener Pflanzenfamilien keine Verwachsung statt und eben so wenig zwischen Stämmen zweier verschiedener Arten, mit alleiniger Ausnahme der Fichte und Tanne. Gelegenheit zu Verwachsungen von Stämmen und Aesten ist besonders in dichten Hecken und Lauben gegeben; ferner verwachsen junge Baumstämme, welche dicht beisammen stehen, im Laufe der Zeit nicht selten miteinander; zwischen Baumwurzeln im Boden finden die häufigsten Verwachsungen und zwar in allen möglichen Richtungen statt.

Auch die Verwachsung zwischen dem Auge oder dem Pfropfreis und dem Wildling ist ein Heilungsprozess, bei welchem die Cambiumschichten der beiden Theile mit einander in Berührung gebracht werden und sich darnach in organische Continuität setzen, was dann weiter zur nothwendigen Folge hat, dass auch die dann sich bildenden Holz- und Bastschichten beider Theile im Zusammenhange stehen, somit der Impfling wie ein Zweig des Wildlings sich verhält.

Die hierbei stattfindenden Vorgänge sind von GÖPPERT[3]) und von SORAUER[4]) untersucht worden. Beim Oculiren und Pfropfen in die Rinde wird auf dem entblössten Holzkörper

[1]) Ueber innere Vorgänge bei dem Veredeln. Cassel 1874, pag. 15.

[2]) Vergl. auch die Aufzählungen bei MOQUIN-TANDON, Pflanzen-Teratologie, pag. 268—279.

[3]) l. c. pag. 2 ff., sowie bereits in der Schrift über das Ueberwallen der Tannenstöcke. Bonn 1841, pag. 21.

[4]) Bot. Ztg. 1875, pag. 202.

derselbe Vorgang eingeleitet, wie bei der Neuberindung von Schälwunden, vorausgesetzt, dass bei der Operation nicht die Cambiumschicht zerstört worden ist. Es entwickelt sich aus dieser ein parenchymatisches Gewebe. Dasselbe geschieht auch in den Winkeln der abgehobenen Rindelappen und auf der Innenseite dieser. Dieses Gewebe verholzt und besteht dann aus dickwandigen, getüpfelten, unregelmässig polyëdrischen Zellen, etwa von der Grösse der Markstrahlzellen und gleich diesen mit Stärkemehl versehen. Dieses intermediäre Gewebe GÖPPERT's, oder Kittgewebe SORAUER's füllt die Zwischenräume zwischen den abgehobenen Rindenlappen und zwischen dem Holze des Wildlings und des Edelreises aus und stellt die dauernde Verbindungsschicht zwischen beiden dar. Das Cambium des Edelreises bildet an den Rändern seiner Schnittfläche normale Ueberwallungserscheinungen, und Rinde, Cambium und Holz der Ueberwallung setzen sich nun mit den gleichnamigen Geweben des Rindelappens in Verbindung. Denn der letztere enthält eine thätig gebliebene cambiale Schicht als Fortsetzung des Cambiumringes von dem unverletzten Theile des Wildlings; dieselbe erzeugt nach der Bildung des intermediären Gewebes wieder normal gebautes Holz. Auf diese Weise wird wieder ein geschlossener Cambiumring um den ganzen Stamm sammt Edelreis hergestellt. Ueber der Veredelungsstelle schneidet man den Wildling ab. Diese Schnittfläche verheilt durch Ueberwallung, die sowohl vom Wildling wie vom erstarkenden Edelreis ausgeht. Bei der Copulation erfolgt die Heilung der sich genau deckenden beiderseitigen Wundflächen durch Ueberwallungen, die mit einander verschmelzen. Das Gleiche gilt vom Pfropfen in den Spalt. In diesen beiden Fällen drängt sich die Ueberwallung, anfänglich in Form von intermediärem Gewebe in den Spalt der Wundflächen ein, ohne jedoch mit diesen zu verwachsen; dasselbe vertrocknet später und ist noch in den ältesten Stämmen in Gestalt einer schwarzen Linie wahrzunehmen. An der Vereinigungsstelle von Edelreis und Wildling erleiden die Cambiumschichten bei allen Veredelungsarten eine leichte Biegung, die sich den nächstfolgenden Holzlagen mittheilt und sich durch den ganzen Stamm fortsetzt. In älteren Stämmen erscheinen auch Pfropfreis und Wildling durch eine ungleiche Färbung geschieden. Dieser inneren Demarkationslinie entspricht auch eine äussere, welche genau in der Richtung jener auf der Aussenseite der vereinigten Stämme sich befindet und durch abweichende Rindebildung, sowie auch wol durch verschiedene Stärke der beiden Stämme sich kenntlich macht; denn die letzteren behalten mit ihren übrigen Eigenthümlichkeiten auch die verschiedene, ihnen eigene Wachsthumsintensität bei.

Maserbildung. Jedes Holz, dessen Fasern nicht den gewöhnlichen geradlinigen und parallelen, sondern einen unregelmässig gebogenen oder verschlungenen Verlauf haben, ist in der Holzindustrie unter dem Namen Maser, Wimmer oder Flader bekannt und geschätzt. Diese Bildung ist jedenfalls eine abnorme Erscheinung und somit Gegenstand der Pathologie. Abgesehen von einzelnen Fällen, in denen Parasiten die Ursache solcher Bildungen zu sein scheinen, lässt sich bei der Mehrzahl derselben kein parasitischer Einfluss nachweisen; sie stehen vielmehr in einer nahen Beziehung zu den nach Verwundungen eintretenden Ueberwallungen.

Die neueren Schriftsteller sind ziemlich einstimmig der Ansicht, dass die Maserbildung an und für sich nichts weiter als die unmittelbare Folge der Anwesenheit zahlreicher Adventivknospen ist. Mit aller Bestimmtheit hat dies zuerst MEYEN[1]) ausgesprochen; die gleiche Ansicht vertritt GÖPPERT[2]), und SCHACHT[3]) sieht wenigstens vorzugsweise in der Bildung vieler Nebenknospen die Veranlassung. Thatsache ist, dass Maserholz vorzüglich dort entsteht, wo Adventivknospen in Menge sich gebildet haben. Letztere treten, wie oben schon erwähnt, besonders bei Laubbäumen nach Verwundungen auf, wie bei der Bildung der Stockausschläge, bei der Zucht der Kopfhölzer, nach dem Kappen grosser Aeste, nach dem

[1]) Pflanzenpathologie, pag. 86 ff.

[2]) Ueber die Folgen äusserer Verletzungen der Bäume, pag. 11, und über Maserbildung. Breslau 1870.

[3]) Lehrbuch d. Anatomie u. Physiol. der Gewächse II. pag. 67, und der Baum, pag. 219.

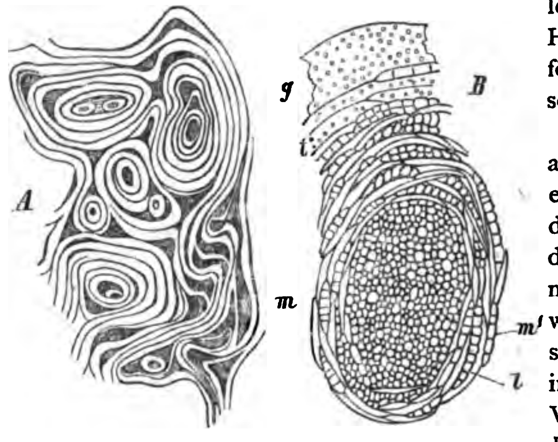
Pfropfen, sowie nach Verletzung der Rinde, besonders nach Ringelung und oft in grosser Menge an kräftigen Ueberwallungswülsten. Die Adventivknospen entstehen in der Cambiumschicht; ihre Holzbündel setzen sich mit dem Holzkörper in Verbindung, und wenn die Knospe auswächst, so durchbricht sie Bast und Rinde, ihre Basis aber bleibt mit dem Splint verwachsen. Solche Adventivknospen haben in der Regel kein langes Leben, und je grösser die Zahl ist, in der sie an einer Stelle gebildet werden, desto früher pflegen sie wieder abzusterben; einzelne treiben ein kurzes Zweiglein, welches aber bald zu wachsen aufhört und wieder vertrocknet, die meisten sterben schon als Knospen wieder ab. Die Ueberreste bleiben als kleine holzige Stiftchen stehen. Jeder bildet also eine im Durchschnitte runde oder elliptische Unterbrechung der Cambiumschicht ebenso wie im grösseren Massstabe jeder Aststumpf. Die Folge ist daher hier ebenfalls die, dass die neuen Holzfasern, welche die Cambiumschicht bildet, dem Hinderniss ausweichen müssen, sich beiderseits in schiefer Richtung um den kleinen Holzkörper der Knospe oder des Zweigleins legen. Wenn nun dicht nebeneinander fortwährend neue Knospen unregelmässig angeordnet entstehen, so wird dadurch allerdings auch der Verlauf der Holzfasern immer unregelmässiger. Es kommt vor, dass Maserung allein durch dieses Verhältniss veranlasst wird, und diese ist dann daran zu erkennen, dass in den Maschen der Masern die Holzkörperchen der Knospen oder Zweige stecken. Angaben, welche noch andere anatomische Gründe für die Entstehung des Maserholzes vermuthen lassen, sind mir nur wenige bekannt geworden. Dahin gehört zunächst eine kurze Bemerkung bei SCHACHT[1]), welcher das Auftreten von Maserholz ohne Adventivknospen zu bestätigen scheint; derselbe erwähnt, dass an mehrhundertjährigen Tannen und Kastanienbäumen »am glatten Stamme« die letzten Holzbildungen wunderschöne Masern zeigten. Ferner hat R. HARTIG[2]) gefunden, dass auch gewisse andere Ueberreste früherer Gewebe, wenn sie sich auf der zu überwallenden Holzfläche befinden, der Ueberwallung locale Hindernisse bieten können, welchen dieselben ausweichen und die sie wie Inseln umfassen muss, wodurch maseriger Verlauf der Holzfaserung erzeugt wird. Das war da der Fall, wo der Holzkörper noch mit alter Rinde bedeckt und durch Markstrahlen und Ueberreste von Bastgewebe mit dieser verbunden war; diesen Ueberresten muss die Ueberwallung ausweichen. Den gleichen Erfolg haben auch die Unebenheiten, welche die splitterigen Wundflächen des Holzes darbieten. Die feinere Maserung aber, welche meistens mit jener durch mechanische Hindernisse erzeugten zugleich, vielfach auch ohne diese und namentlich bei den ausgezeichnetsten Maserbildungen, den Maserkröpfen und den Maserknollen in der schönsten Bildung sich zeigt, finden wir auch bei R. HARTIG nicht aufgeklärt. Diese beruht auf einer abnormen Vergrösserung und Formveränderung der Markstrahlen. Während im normalen Holze die sogenannten grossen Markstrahlen in der Tangentialfläche betrachtet eine sehr schmal elliptische oder linealische Form haben, werden sie im Maserholz so kurz und so breit, dass viele im Tangentialschnitte ziemlich kreisrund oder oblong erscheinen. Die Breite beträgt dabei das Mehrfache der normalen. Diese Markstrahlcylinder sind die Kerne der Masermaschen. Um sie herum laufen die aus Gefässen, Holzzellen und gewöhnlichen kleinen Markstrahlen bestehenden Holzstränge, entweder in Form einer Ellipse, indem sie über und unter dem Markstrahl wieder

---

[1]) Lehrbuch der Anatomie und Physiologie etc., II. pag. 67.

[2]) Zersetzungserscheinungen des Holzes, pag. 136, Taf. XIX. Fig. 5—8.

an einander treten und eine Strecke weit parallel fortlaufen, oder in einem vollständig geschlossenen Kreise ringsum, eine wirkliche Schlinge bildend (Fig. 18). Im letzteren Falle läuft um diesen Holzstrang oft ebenfalls kreisförmig ein breiter Markstrahl, und so können concentrisch mehrere mit parallelen Markstrahlen abwechselnde Holzstränge um einen centralen Markstrahlcylinder geordnet sein. Das sind die sogen. Augen der Maser. In nächster Nachbarschaft steht wieder ein solches Auge, und oft sind mehrere wieder von einem in unregelmässig geschlungenem Verlaufe in sich geschlossenen Ringe eines Systems von Holzsträngen und Markstrahlgewebe umzogen, oder zwischen ihnen schlängeln sich auf weitere Strecken hin andere Holz- und Markstrahlstränge, die nicht in sich zurücklaufen (Fig. A). Auf diese Weise erhält das Maserholz seine charakteristische Structur.



(B. 104.) Fig. 18.

Maserholz der Eiche. A Stück eines Maserkropfes von der Splintfläche gesehen, den Verlauf der Holzstränge zeigend. Wenig vergrössert. B Tangentialer Durchschnitt durch eine Masche des Maserholzes, im Centrum bei m ein grosser Markstrahlcylinder aus lauter lebenden, oft stärkeführenden Zellen bestehend. Ringsum ein kreisförmig geschlossener Holzstrang, dessen Zusammensetzung nur am oberen Rande weiter ausgeführt ist: l Holzfasern, m¹ kleine Markstrahlen, t Tracheiden, g Gefäss. 90fach vergr.

Zum vollen Verständniss des Baues des Maserholzes muss bemerkt werden, dass die beschriebene Structur sich nur darbietet bei Betrachtung von der Oberfläche oder im tangentialen Längsschnitt. Es setzt sich nämlich an jeder Stelle die Anordnung der Holzgewebe auch in den successiven Schichten des Holzes in gleicher Form wenigstens eine Strecke weit fort: wenn man in einiger Entfernung von einem Punkte des Splintes wieder tangential einschneidet, so hat man dasselbe oder ein ähnliches Bild der Maserung. Die eigenthümliche Vertheilung von Markstrahlgewebe und Holzsträngen wird also durch die Cambiumschicht continuirlich fortgebildet, und darum zeigt auch der darüber liegende Bast dieselbe Maserung wie das Holz, weil die grossen Markstrahlmassen sich in derselben Zahl, Form und Grösse auch in den Bast fortsetzen. Bei der grossen Veränderung, die der Bau des Holzes in tangentialer Richtung erlitten hat, ist es um so bemerkenswerther, dass er in radialer Richtung nichts von seinen sonstigen Eigenthümlichkeiten eingebüsst hat. Auf dem Querschnitt, z. B. durch Eichenmaserholz, unterscheidet man deutlich die Jahresringe, welche in ununterbrochenem Verlaufe und parallel untereinander und mit der Oberfläche des Holzes gelagert sind, auch überall in ihrem Frühjahrsholze durch die weiten nadelstichförmigen Gefässe ausgezeichnet. Die Holzstränge sind (bei der Eiche) an der bräunlichen, die Markstrahlmassen an der weisslichen Farbe zu erkennen und man sieht auf das deutlichste beide überall in radialer Anordnung; nur sind wegen des tangential in allen möglichen Richtungen schiefen Verlaufes beide Gewebe auch in den verschiedensten Richtungen durchschnitten: hier erscheint der Markstrahl nur als eine feine, weisse Linie, dort ist er gerade in der Richtung seiner Längsachse getroffen und stellt einen breiten, weissen Streifen dar. Dasselbe zeigen die Holz-

stränge, und die weiten Gefässe sind dem entsprechend in allen Richtungen durchschnitten: hier quer, dort schief, wieder an anderer Stelle ziemlich in ihrer Längsachse, so dass sie wie eine feine Furche auf der Schnittfläche erscheinen. Die grossen Marktstrahlcylinder erweisen sich deutlich als lebendiges, mit den angrenzenden Holzsträngen in organischer Verbindung stehendes Markstrahlgewebe, dessen Zellen sämmtlich während des Winters reich mit Stärkemehl erfüllt sind. Oft ist in solchem Holze nirgends eine Spur von Adventivknospen oder alten Zweigen zu finden. Eine scharfe Grenze zwischen normalem und maserigem Holze kann es hiernach nicht geben, und man kann vielfach die Uebergänge verfolgen; es scheint, dass vornehmlich an solchen Stellen, wo es der wachsenden Holzschicht in tangentialer Richtung an Raum gebricht und die Holzfasern sich einander drängen, die beschriebene maserige Structur sich anbahnt.

Diejenigen Stellen holziger Pflanzentheile, an welchen das Holz maserig geworden ist, haben die Neigung stärker als die übrigen Stellen sich zu verdicken, zu Anschwellungen heranzuwachsen, welche unter dem Namen Maserköpfe oder Kropfmaser bekannt sind. Schon der Anfang der Maserbildung, so weit er auf eine Ueberwallungswulst am oberen Rande einer Verwundung zurückzuführen ist, stellt sich als eine Anschwellung den übrigen Theilen gegenüber dar. Ebenso wirkt schon die Anwesenheit vieler Knospen in gewissem Grade stauend auf die abwärts wandernden Nährstoffe und giebt zu einer stärkeren Verdickung des Holzes an dieser Stelle Veranlassung. Sobald nun einmal eine solche Bildung zu einer gewissen Selbständigkeit sich hervorgearbeitet hat, wirkt sie wie ein Nahrung anziehendes Organ und muss als eine locale Hypertrophie betrachtet werden. Der Umstand, dass die geräumigen Markstrahlen des Maserholzes im Winter strotzend mit Stärkemehl erfüllt sind, dass die Jahresschichten desselben eine ansehnliche Breite haben, dass auch die Rinde der Maserkröpfe von ungewöhnlicher Dicke ist und dass bisweilen eine ausserordentlich grosse Anzahl von Adventivknospen auf diesen Auswüchsen sich entwickelt, steht mit dieser Bezeichnung im Einklange. So lange die Maserkröpfe sich vergrössern, bilden sie immerfort wimmeriges Holz und sind mit einer grindartig unregelmässig zerrissenen, kleinschuppigen Borke bedeckt, die sich aus der ebenfalls maserigen Structur des Bastes hinreichend erklärt. Ihr Wachsthum geschieht nach allen Richtungen hin, so dass sie im Allgemeinen ihre beulen- oder kropfförmige Gestalt beibehalten, doch dürfte immer das Wachsthum an der Basis das stärkste sein, indem der abwärts gehende Strom der Nährstoffe sich immer noch geltend macht. Mit zunehmendem Alter werden diese Auswüchse immer grösser und erreichen nicht selten ungeheuere Dimensionen, so dass ihr Umfang selbst den des Stammes, an welchem sie sitzen, übertreffen kann. Grosse Maserkröpfe bedeuten für die übrigen Theile eines Baumes eine Entziehung von Nahrung, da diese Auswüchse selbst gewöhnlich nicht belaubt sind und ihr Nahrungsmaterial aus dem Stamme beziehen. In der That zeigen auch Bäume, welche sehr grosse Maserkröpfe ernähren, in den übrigen Theilen eine minder kräftige Vegetation, was jedoch dem Baume nicht geradezu tödtlich ist, denn er kann auch mit einem ungewöhnlich grossen Maserkropf sehr alt werden. Doch berichtet MEYEN [1]) von einer 55jährigen Esche, die in Folge einer seit 50—52 Jahren bestandenen Maserbildung abgestorben war, weil diese den ganzen Stamm umzog und eine Unterbrechung der absteigenden Nahrung bedingte, geradeso wie

---

[1]) l. c. pag. 91.

ein Ringelschnitt. Bei Kopfhölzern (Weiden und Pappeln) bilden sich die Masergeschwülste um die Stumpfe der alljährlich verschnittenen Lohden und tragen hauptsächlich zur Bildung der kopfförmigen Verdickungen des oberen Endes solcher Stämme bei.

Von den Maserkröpfen sind die sogenannten Maserknollen oder Knollenmasern durch ihre geringe Grösse und häufig fast vollkommen kugelrunde Gestalt unterschieden. Sie sind vielleicht bei den meisten Laubhölzern zu finden; bei Kiefern, Fichten und Tannen giebt sie GÖPPERT[1]), bei Lärchen an Ueberwallungen RATZEBURG[2]) an. Am häufigsten trifft man sie in Flintenkugel- bis Taubeneigrösse. Sie stecken anfangs im Baste des Stammes und sind ringsum von eigener Rinde umgeben, welche ansehnliche Dicke hat und an der Oberfläche eine ziemlich grobrissige, in kleine dicke Schuppen oder Bröckel sich zertheilende Borke bildet oder bei glattrindigen Bäumen, wie Weissbuchen, glatte Oberfläche hat. Die Holzkörper, die sie einschliessen, stellen glatte Holzkugeln dar, die man leicht herausschält. Diese Kugeln sind massiv und stets ausgeprägt maserig. Es kommen auch traubig zusammengesetzte Maserknollen vor, die einander aufsitzen. Wenn man Maserknollen aus dem Baste des Stammes ausbricht, so zeigen sie stets an ihrer hinteren Seite, welche am tiefsten im Baste gesessen hatte, eine frische Bruchstelle: Bast und Rinde der Knolle sind hier unterbrochen, eine Stelle der Holzkugel meist sichtbar. An diesem Punkte steht also die Maserknolle mit dem darunterliegenden Gewebe des Stammes in organischer Verbindung und erhält von dort aus die Nahrung aus dem Baste des Stammes zugeführt. Sehr häufig, aber nicht immer hat die Holzkugel an dieser Stelle einen, seltener mehrere kegelförmige spitze Fortsätze, welche am tiefsten in die Gewebe des Stammes eindringen. Die Holzschichten der Kugel setzen sich auch, und zwar ebenfalls unter maseriger Zeichnung auf diese Zapfen fort. GÖPPERT[3]) lässt die Knollen mit den Holzlagen des Stammes verbunden sein und durch Abbrechen einzelner aus Adventivknospen hervorsprossenden Aestchen und Umlagerung des Cambiums in dieser Form entstehen. Aber genauer untersucht hat man sie noch nicht, und mir scheinen GÖPPERT's Angaben wenigstens nicht allgemein zuzutreffen. Das jüngste Entwicklungsstadium, welches ich mir an einem Laubholz verschaffen konnte, war eine senfkorngrosse Holzkugel, die von einer fast ebenso dicken Rinde umgeben war, welche an der gegen die Oberfläche des Stammes gekehrten Seite bereits äusserlich borkig zu werden anfing. Die Knolle ruhte mit dem hinteren Ende im lebendigen Bast des Stammes, und dieses Ende war noch 5 Millim. von der Cambiumschicht entfernt, zwischen ihm und der letzteren befand sich nur regelmässiges Bastgewebe, keine Spur einer Verbindung mit der Cambium- oder Splintschicht. Eine Bestätigung dieses Factums giebt RATZEBURG's[4]) ausdrückliche Bemerkung, dass seine Lärchen-Maserknollen mit ihrem kleinen Holzstiel nicht bis ins Holz reichen, und letzteres an diesen Bildungen unbetheiligt sei. Auch an älteren Knollen konnte ich noch constatiren, dass ihr Holzzäpfchen nicht bis in den Splint reicht. Es macht den Eindruck, als wenn dasselbe von der Knolle aus erst allmählich gegen den Splint hinwachse. Vielleicht steht damit auch der Umstand im Zusammenhange, dass manche Knollen mehrere nebeneinanderstehende solche Fortsätze haben; so zähle ich an einem 2 Centim. dicken Maserknollen 15 sehr spitze Fortsätze, von denen einige erst in der Nähe ihrer Spitzen wieder in mehrere sich theilen. Bestreiten will ich nicht, dass solche Maserknollen auch nach der GÖPPERT'schen Vorstellung vom Splint aus ihre Entstehung nehmen können. Wenn nachgewiesen werden könnte, dass sie wirklich der Anlage einer Adventivknospe ihren Ursprung verdanken, so würde dabei wol auch die Frage zu beantworten sein, wie es kommt, dass sie der Cambiumschicht entrückt sein können. Ueber die Ursache ihrer Entstehung wissen wir nichts.

Bei den eigentlichen Maserkröpfen erfolgt im Gegensatz zu den eben beschriebenen Knollenmasern die Bildung des Maserholzkörpers vom Stammholz aus. Wenigstens gilt das

---

[1]) l. c. pag. 4.
[2]) l. c. II. pag. 74, Taf. 41.
[3]) l. c. pag. 4.
[4]) l. c. II. pag. 74.

von denen der Esche, deren Entstehung ich verfolgt habe. Die ersten Veranlassungen derselben dürften immer kleine Verwundungen des Periderms sein, die mir einige Male Rissstellen über eine Lenticelle zu sein schienen. Es schiebt sich dann sehr bald zwischen den vertrockneten Rändern der zerrissenen äusseren Rindeschicht ein kleiner hellbrauner Wulst als eine lebendige Neubildung hervor. Die Form desselben richtet sich ganz nach derjenigen der Wunde: entweder ist er ein gerundetes Knöllchen oder eine längliche Schwiele; nicht selten brechen auch gleich mehrere traubenartig um einander gehäufte Knöllchen aus der Tiefe der Wunde hervor[1]). Wenn dieselben nur erst etwa 1 Millim. weit über die Wunde hervorgetreten sind, bestehen sie nur aus Rinde und Bast, nicht aus Holz; sie sind eine Hypertrophie der Rinde. Aeusserlich sind sie von einem jungen Periderm umzogen. Sie entspringen in der Bastschicht. Die Zellen der letzteren haben sich hier, nachdem das neue Periderm unter der Wunde constituirt war, unter demselben so stark durch tangential gerichtete Theilungen vermehrt, dass ein von dem neuen Periderm umgebener Gewebewulst gebildet worden ist, in welchem die Parenchymzellen in radialen Reihen liegen. Im Grunde des Wulstes und in dessen Nähe im Baste des Stammes liegen harte, fast isodiametrische Stein- oder Sclerenchymzellen von ungewöhnlicher Grösse mit fast zum Verschwinden des Lumens verdickten Membranen mit Tüpfelkanälen. Die nächste Veränderung ist die, dass auch der Holzkörper genau an derselben Stelle mit in die Hypertrophie hineingezogen wird, indem ganz dieselbe Vermehrung der Zellen auch in der Cambiumschicht Platz greift. Der Holzkörper springt unter dem Rindenwulst bogenförmig vor und dringt immer mehr und mehr in denselben ein, was, wenigstens in den Anfangsstadien, nur einfach darauf beruht, dass die Zahl der abgelagerten Holzzellen an dieser Stelle vermehrt ist. Von Adventivknospen ist also hier bestimmt nichts zu finden. Da bis jetzt die Entstehung der Maserknollen und Maserkröpfe anatomisch und entwicklungsgeschichtlich, soviel ich weiss, noch in keinem Falle untersucht worden ist, so mögen die vorstehenden Bemerkungen die ersten Anfänge dazu bieten. Sie zeigen schon, dass die bisherigen Vorstellungen nicht allgemein zutreffende waren. Aber es wäre auch ungerechtfertigt, aus diesen Ergebnissen allgemeinere Schlüsse auf alle Maserbildungen zu ziehen; dieselben müssen an einer grösseren Anzahl von Pflanzen untersucht werden.

C. Zersetzungserscheinungen als Folgen von Verwundungen.

Wenn die Wunden der Pflanzen nicht durch den natürlichen Heilungsprozess bald verschlossen werden, stirbt das Gewebe von der Wundfläche aus unter verschiedenartigen Zersetzungserscheinungen ab. Die oberflächlichen Zellen der Wundfläche sind meistens durch die Verwundung selbst getödtet. Aber auch für die ihnen zunächst liegenden nicht verletzten Zellen ergeben sich unmittelbar aus der Verwundung selbst tödtliche Einflüsse. Als solche dürften zu betrachten sein der fehlende, für solche Gewebe unentbehrliche Schutz eines Hautgewebes, und zweitens vielleicht auch die blosse Nachbarschaft abgestorbener Zellen, die denselben Erfolg haben könnte wie die Trennung der Zellen aus dem organischen Verbande mit ihren lebendigen Nachbarn. Es kommt aber häufig noch ein zweiter Prozess hinzu: die Zersetzungserscheinungen, welchen die Bestandtheile der abgestorbenen Zellen anheimfallen bei einem gewissen Wärmegrade unter der Einwirkung des atmosphärischen Sauerstoffes und nicht selten auch saprophyter Pilze, die sich an solchen in Fäulniss übergehenden Wunden ansiedeln. Als allgemeinste Bezeichnung für diese Zersetzungserscheinungen möchte sich der Ausdruck Wundfäule empfehlen.

Die Fäulnisserscheinungen der getödteten Zellen befördern aber auch das

---

1) Vielleicht sind diese Bildungen identisch mit den von RATZEBURG Rindenrosen genannten Wundstellen an Eschen, von denen er eine Abbildung (l. c. II. pag. 275) giebt, ohne jedoch sonst etwas Genaueres über sie mitzutheilen.

Fortschreiten des Absterbens des angrenzenden lebendigen Gewebes bedeutend. Die Schuld daran haben jedenfalls nicht unmittelbar jene fäulnissbewohnenden Organismen, denn wir sehen sie nicht in das noch lebendige Gewebe übergreifen, sondern immer auf die schon abgestorbenen Theile beschränkt, in denen sie zugleich mit deren Fäulniss erscheinen. Aber die in Wasser löslichen Zersetzungsprodukte der abgestorbenen Theile verbreiten sich in den Geweben weiter und ihr Zusammentreffen mit den lebendigen Zellen scheint dem Leben derselben nachtheilig zu sein. Selbstverständlich wird durch diese Vorgänge die natürliche Heilung vereitelt, weil dadurch diejenigen Gewebe, von welchen die letztere ausgehen müsste, eben auch mit zerstört werden.

Die Intensität dieser Zersetzungserscheinungen hängt auffallend von den äusseren Verhältnissen ab. In sehr feuchtigkeitsreicher Luft, in welcher die Wundfläche statt zu trocknen sich feucht erhält, werden die äusseren abgestorbenen Zellen durch die Feuchtigkeit in Fäulniss übergeführt, welche durch Fortdauer dieser Verhältnisse weitere Fortschritte macht. In der feuchten Luft der Glashäuser ist daher Wundfäule eine häufige Erscheinung, während wenn dieselben Pflanzen im Freien stehen, ihre Wunden weit geringere Zersetzungserscheinungen erleiden oder normal verheilen. Die starke Wundfäule, welche sich an den mit dem feuchten Erdboden in Verbindung stehenden Pflanzentheilen, an Wurzeln, Stöcken und unteren Stammtheilen der Bäume zeigt, die Ausbreitung der Zersetzungserscheinungen vorzugsweise von horizontalen Schnittflächen der Stämme und Aeste aus, auf denen das Wasser sich sammelt, das Ausfaulen hohler Bäume von innen her, endlich die auffallende Häufigkeit von Wundfäule an Bäumen geschlossener, feuchter Waldbestände, vorzugsweise in den Auegegenden, gegenüber freien, luftigen Standorten, sind Thatsachen, welche das eben Gesagte in helles Licht stellen.

Nach der Beschaffenheit der Pflanzentheile sind diese Zersetzungserscheinungen verschieden. An krautartigen Theilen, an saftig-fleischigen und voluminösen Organen, an den Holzgewächsen und hier wieder an den verschiedenen Theilen derselben zeigt sich die Wundfäule in anderen Symptomen. Nicht minder ist der Verlauf des ganzen Processes hiervon in hohem Grade abhängig: kleine Organe können durch Wundfäule in kurzer Frist vollständig zerstört werden; an grossen Pflanzentheilen, wie an Baumstämmen kann das Uebel einen langsam fortschreitenden chronischen Verlauf nehmen, der erst nach vielen Jahren zu einer Katastrophe führt.

Es mag nicht überflüssig sein, darauf hinzuweisen, dass diese Zersetzungserscheinungen keine eigenthümlichen Krankheiten, sondern nur der Ausgangszustand einer schon bestehenden Störung sind, daher sie auch an Pflanzentheilen, die durch andere Ursachen, als Verwundungen, z. B. durch Frost, durch Erstickung wegen Luftmangel, durch Parasiten etc. getödtet worden sind, auftreten können, sobald die äusseren Umstände für solche Zersetzungsprozesse günstig sind.

I. Zersetzungserscheinungen der Wunden nicht holziger Pflanzentheile.

Die Bedingungen jeder Wundfäule sind sauerstoffhaltige Luft, ein gewisser Wärmegrad und Feuchtigkeit. Da nun unter diesen die letztere der wechselndste Faktor ist, so hängt es von ihr vorzugsweise ab, ob eine Wundfäule eintritt und welche Grade sie erreicht. Es kommt daher einestheils bei der Verschiedenartigkeit nichtholziger Pflanzentheile viel auf die Natur derselben an, d. h. darauf, ob dieselben saftarm oder wasserreich sind, anderentheils auf die Beschaffenheit

des Mediums, d. h. darauf, ob dieses der feuchte Erdboden oder ein Raum mit wasserdampfreicher Luft oder eine trockene Luft ist. Wunden dünner, saftarmer Blätter zeigen, zumal wenn die Pflanzen im Freien an der Luft sich befinden, keine tiefgehenden Zersetzungserscheinungen; gewöhnlich findet unter diesen Bedingungen Heilung statt, oder das Absterben, dem ein blosses Vertrocknen nachfolgt, schreitet in der Umgebung der Wunde fort. An voluminöseren und saftreicheren Pflanzentheilen tritt dagegen, besonders wenn sie einigermaassen grösserer Feuchtigkeit ausgesetzt sind, leicht Fäulniss in den abgestorbenen Zellen der Wunde ein, und die Lösung von Zersetzungsprodukten, als mehr oder minder braune, jauchige Substanz, verbreitet sich im Gewebe weiter und wirkt auf die lebendigen Zellen tödtlich, worauf diese ebenfalls in Fäulniss übergehen. So kann bei Rüben, Rettigen, Kartoffeln u. dergl. nach starker Verletzung, besonders in feuchtem Boden, das Gewebe in der Umgebung der Wundstelle in eine weiche breiige, faule Masse sich umwandeln. Und in der feuchten Luft der Glashäuser, wo zugleich eine gewisse höhere Temperatur den Prozess befördert, gehen die meisten Wunden der Succulenten, die hier dieselben durch Stoss, Quetschung etc. oft genug erleiden, in mehr oder minder starke Fäulniss über. Diese bekommen dadurch rings um die Wunden faule Stellen, die missfarbig sind, sich weich anfühlen und beim Druck eine bräunliche oder trübe Jauche austreten lassen. Die Wundfäule verbreitet sich in einem solchen Theile immer weiter. Sie dringt z. B. an den mehrere Centimeter dicken Blättern der *Agave mexicana* von der einen Seite eines Blattes bald durch die ganze Dicke desselben hindurch, so dass mit der verwundeten und faulen Stelle der einen Seite ein Faulfleck der entgegengesetzten correspondirt, und der Durchschnitt durch eine solche Stelle lässt erkennen, dass die Bräunung und jauchige Zersetzung des Gewebes durch den ganzen Querschnitt des Blattes hindurchgeht. In derartigen Fällen ist immer der Ausgang der, dass man endlich solche Blätter ganz wegschneiden muss. Wie sehr an einem solchen Verlaufe die grosse Feuchtigkeit der Glashäuser Schuld ist, geht daraus hervor, dass z. B. *Agave mexicana* wenn sie im Freien steht, selbst grosse Wunden leicht und gut durch Wundkork heilt.

Als eine Wundfäule muss auch derjenige Zustand der Kartoffelknollen betrachtet werden, welcher unter dem Namen Schorf, Grind, Räude oder Krätze bekannt ist. Nach SCHACHT[1]) nimmt diese Krankheit ihren Anfang von den Lenticellen der Kartoffelknolle. In feuchter Umgebung wachsen dieselben oft als schneeweisse Wärzchen aus der Schale hervor, was auch an vielen anderen Pflanzen, wenn die Theile in Wasser oder sonst sehr feucht stehen, eine häufige und an sich nicht pathologische Erscheinung ist.[2]) Aber an diesen Stellen ist, wie SCHACHT hervorhebt, das darunter liegende Gewebe schlechter als durch die gesunde Schale gegen eindringendes Wasser geschützt, und die Folge sei, dass dieses Gewebe einen Zersetzungsprozess erleidet, durch den an diesen Stellen die Korkbildung endlich aufgehoben und das Gewebe in eine schwarzbraune humöse Masse verwandelt werde. Grosse Nässe scheint daher nach SCHACHT's Ausspruch sowol die erste Veranlassung zur Bildung der Korkwarzen, als auch die Beförderung des weiteren Verlaufes des Uebels zu gewähren. Ich finde ebenfalls die ersten Anfänge als kleine locale Korkwucherungen, über welchen sehr bald die Schale zunächst in einem oder wenigen sehr feinen, strahlig gerichteten Rissen berstet. Dies ist wol theils in dem geringeren Widerstand begründet, den die durch das wachsende Parenchym bedingte Gewebespannung an diesen Punkten findet, theils auch die Folge des leichteren und reichlicheren Eindringens von Wasser durch

---

[1]) Bericht etc. über die Kartoffelpflanze und deren Krankheiten. Berlin 1856. pag. 24.

[2]) SCHACHT nennt diese Korkwarzen Pocken, ein Wort, mit dem wir jedoch gegenwärtig eine durch parasitische Pilze verursachte Krankheit der Kartoffelknollen bezeichnen.

die Korkwucherungen, wodurch der Turgor des Parenchyms und somit die Gewebespannung an diesen Punkten erhöht wird, und daher zu einem zunächst ganz localen und geringfügigen Aufspringen führt, welches ganz dasselbe ist, wie das, welches wir in stärkerem Grade als Folgen gröberer Wunden oben (pag. 337) kennen gelernt haben. Der wesentliche Unterschied ist nun aber der, dass, bei anhaltend feuchtem, warmem Wetter, keine genügende Wundkorkbildung, sondern statt dessen Zersetzungserscheinungen eintreten. Sobald einmal die ersten Risse in der Schale entstanden sind, schreitet in Folge weiter eindringender Feuchtigkeit nicht bloss das Aufspringen im Umfang und in der Tiefe weiter fort, sondern auch der Zersetzungsprozess: diese Stellen werden schwarzbraun, mürbe; in den Zellen derselben verschwindet das Stärkemehl, dafür liegen gelb- oder braungefärbte Ballen desorganisirter Substanz, die nach SCHACHT oft von Pilzfäden durchwuchert sind, in den Zellen. Die Knolle bedeckt sich also mit solchen faulen, grindartig rauhen Stellen, die man Schorf nennt, in mehr oder minder grosser Anzahl und von verschieden grossem Umfange und kann dadurch endlich ganz unansehnlich und verdorben werden, womit selbstverständlich eine entsprechende Verminderung des Stärkegehaltes verbunden ist. Zwischen jenem Aufspringen mit normaler Heilung durch Kork und der hier beschriebenen Zersetzungserscheinung besteht auch keine scharfe Grenze. Es kommen vielfach Schorfstellen vor, wo Korkheilung und Zersetzung mit einander kämpfen: man sieht oft am Rande des Schorfes einen Wall von jungem, mit gesundem Kork überzogenem Gewebe oder auf der Fläche des Schorfes derartige kleine Zapfen oder Buckel, die aber auch früher oder später mit in die Zersetzung hineingezogen werden. Die grindartige Rauhigkeit des Schorfes rührt hauptsächlich mit von diesem Umstande her.

II. Zersetzungserscheinungen des Holzes.

Bei den Holzpflanzen treten in Folge von Verwundungen Zersetzungserscheinungen des Holzes auf, besonders an denjenigen grösseren Wunden, welche durch den Heilungsprozess nicht schnell genug vernarben können, also vornehmlich an Aststumpfen, an Schnittflächen der Aeste, an den Schälwunden u. dergl. Es muss gleich im Voraus bemerkt werden, das derartige Zersetzungserscheinungen nicht bloss in Folge von Verwundungen eintreten, sondern auch nach anderen Einflüssen, wenn diese für das Holz tödtlich gewesen sind, also z. B. nach Frostbeschädigung, und namentlich als Folgen der Einwirkung gewisser parasitischer Pilze. Wir haben daher diese Erscheinungen auch in späteren Abschnitten wieder zu berühren; da sie aber vornehmlich als Folgen von Verwundungen auftreten, so sollen sie hier eingehend behandelt werden.

Als allgemeine Bezeichnung für den vollständig abgestorbenen und der Zersetzung anheimgefallenen Zustand der holzigen Theile bei den Bäumen gilt seit langer Zeit der Ausdruck Brand oder Nekrose, wegen gewisser Aehnlichkeiten mit dem gleichnamigen Zustande thierischer Gewebstheile. Zu einer wissenschaftlichen Bezeichnung des Gegenstandes möchte sich derselbe weniger empfehlen, nicht bloss wegen der Unbestimmtheit, mit der er hier angewendet wird, sondern vorzüglich weil er schon zur Bezeichnung einer hiervon sehr verschiedenen Krankheit des Getreides etc. dient. Vielmehr können wir auch für diese Zersetzungserscheinungen in allen ihren verschiedenen Formen und Graden den allgemeinen Namen Wundfäule anwenden.

Ueber die Vorgänge bei diesen Zersetzungen sind wir neuerdings durch R. HARTIG[1]) genauer unterrichtet worden. Wir theilen hier die wichtigsten Resultate desselben mit und stellen dasjenige voran, was sich auf die Wundfäule im Allgemeinen bezieht. Die nächste Folge der Entblössung des Holzkörpers eines Baumes ist, dass wegen der gesteigerten Verdunstung die Wund-

[1]) Zersetzungserscheinungen des Holzes. Berlin 1878.

fläche bis zu einer gewissen Tiefe vertrocknet. Dieses Vertrocknen ist nicht nur für die davon betroffenen Zellen der Rinde und des Bastes am Wundrande, sondern auch für die mit lebendigem Zellinhalte versehenen Zellen des Holzes, also für die parenchymatischen (Holzparenchym und Markstrahlen) tödtlich. Der Inhalt dieser Zellen unterliegt nun als todte organische Substanz unter der Einwirkung des Sauerstoffes dem chemischen Zersetzungsprozess. Dazu ist selbstverständlich die Gegenwart von Wasser nothwendig. Dieses gelangt, theils in beschränkter Menge aus dem Innern des Baumes, theils und vorzüglich von aussen als atmosphärisches Wasser an die Wunde. Jedes Holz, in welchem diese Zersetzungsprozesse eingetreten sind, zeigt eine Bräunung. Der Grund derselben liegt in dem Vorhandensein einer im trockenen Zustande amorphen, rissigen, gelben oder bräunlichen Substanz, welche als eine Kruste auf der inneren Wandung die Holzzelle sich ablagert und bisweilen fast das ganze Innere der Zellen ausfüllt. Je reichlicher dieselbe vorhanden ist, desto dunkler braun ist das faule Holz gefärbt. Diese Substanz stellt die löslichen Zersetzungsprodukte der Inhaltsbestandtheile der Zellen dar, welche im Wasser gelöst als eine braune Flüssigkeit, Humuslösung, das Holz durchdringt. Mit dem Wasser, welches von aussen in die Wunde gelangt, wird diese Humuslösung weiter im Holze verbreitet, indem dasselbe theils herabsinkt, theils emporsteigt. Für lebendige Zellen ist aber die Berührung mit solchen flüssigen Zersetzungsstoffen ebenfalls tödtlich. Es wird also auch durch letztere das Absterben und die Fäule des Holzes weiter verbreitet. Jede Wundfläche des Holzes hat eine solche Bräunung, wenn auch nur bis in geringe Tiefe zur Folge.

Ob die Wundfäule des Holzes zum Stillstand kommt, oder in höhere Zersetzungsgrade, deren es verschiedene giebt, übergeht, hängt von den gegebenen äusseren Verhältnissen ab. Bei geringem Zutritt atmosphärischen Wassers oder bei baldigem völligen Abschluss der Wunde durch Ueberwallung oder durch Bedeckung mit Theerüberzug u. dergl. zeigt das wundfaule Holz eine mehr hellbraune Farbe und hat an Consistenz nicht viel verloren. Bei reichlichem Wasserzutritt aber, also besonders bei allen Wunden, die mit dem Erdboden in Berührung stehen, desgleichen bei solchen Astwunden, auf denen Regen- und Schneewasser sich sammeln, schreitet der Zersetzungsprozess weiter fort, indem das Holz unter verschiedenartigen Färbungen an Consistenz immer mehr verliert, allmählich mürber wird. Wenn dabei das Holz eine röthliche, bräunliche oder schwärzliche Farbe annimmt, so spricht man von Rothfäule oder nasser Fäule. Dieselbe Sache bezeichnen auch die Ausdrücke Wurzelfäule, Stockfäule, Astfäule, Kernfäule oder Stammfäule und Splintfäule, indem sie nur den Ort des Auftretens dieser Zersetzung andeuten. Weissfäule, Trockenfäule oder Vermoderung nennt man den Prozess, wenn das Holz dabei hell, nämlich sehr blass bräunlich oder weiss und völlig zerreiblich wird; Bedingung dieser Zersetzungsform ist ungehinderter Zutritt von Luft und geringe Feuchtigkeit, daher sie vorzüglich an offenen Holzwunden sich zeigt. Sie kommt vielleicht nur bei Laubhölzern vor, z. B. häufig an Linden, Weiden, Pappeln etc., wo jedoch überall auch bei grösserer Feuchtigkeit und geringerem Luftzutritte Rothfäule eintritt. Die Grünfäule ist die am seltensten vorkommende Zersetzungsart, die sich bisweilen an Birken-, Buchen- und Eichenholz zeigt, welches lange Zeit am Boden gestanden hat, besonders an alten faulen Stöcken, und durch intensiv spangrüne Farbe ausgezeichnet ist. Der Farbstoff haftet in den Zellwandungen des Holzes, und ist auch den Mycelfäden der etwa vorhandenen

Fäulnisspilze eigen. Die grüne Farbe durchdringt das Holz nicht gleichmässig; stellenweis ist dieses farblos, dem weissfaulen Holze gleich, hier tiefer, dort blasser grün gefärbt. Die Erscheinung ist wissenschaftlich nach keiner Richtung hin genauer untersucht.

Faules Holz, besonders rothfaules, zerbröckelt und zerfällt endlich von selbst in eine schwarzbraune erdige Masse, sogenannte Baumerde oder Moder. Dieser Prozess besteht in einer vollständigen Humificirung des Holzes, bei welcher auch die Zellmembranen an der Umwandlung in Humuskörper theilnehmen.

Die chemische Veränderung, welche das rothfaule Holz erleidet, ist aus den von R. Hartig mitgetheilten chemischen Analysen zu erkennen. Während gesundes Eichenkernholz, auf aschefreie Substanz berechnet, zusammengesetzt ist aus

49,24 C. 5,47 H. 45,29 O.,

ergab die Analyse von hellbraunem faulen Eichenholze

53,6 C. 5,2 H. 41,2 O.,

von dunkelbraunem faulen Eichenholze

56,2 C. 4,9 H. 38,9 O.,

und von brauner Baumerde aus einem hohlen Baume

58,0 C. 4,9 H. 37,1 O.

Es erhellt daraus, dass bei der Rothfäule kohlenstoffreichere Substanzen, Humuskörper, zurückbleiben. Der ganze Vorgang ist ein Oxydationsprozess, bei welchem Kohlensäure und Wasser auf Kosten der organischen Substanz des Holzes gebildet werden, letztere also sich absolut vermindert. Dieses geht aus der Vergleichung des Aschengehaltes gesunden und faulen Holzes hervor.

Gesundes Fichtenholz enthält

48,63 C. 5,80 H. 45,18 O. 0,39 Asche.

Stark zersetztes Fichtenholz dagegen

48,14 C. 4,96 H. 40,24 O. 6,66 Asche.

Dieser grosse Aschengehalt erklärt sich aus dem Zersetzungszustande, durch den nur die organische Substanz, nicht die Aschenbestandtheile betroffen werden. — Bei der Weissfäule ist der chemische Vorgang ein anderer. Weissfaules Eichenholz ergab an organischer Substanz

48,2 C. 6,3. H. 45,5 O.

Weissfaules Holz ist also ärmer an Kohlenstoff und etwas reicher an Sauerstoff als gewöhnliches Holz. Die Oxydation erzeugt hier also ausser Kohlensäure und Wasser noch andere Oxydationsprodukte. Bei unserer mangelhaften Kenntniss der chemischen Verbindungen, die im gewöhnlichen Holz vorhanden sind, vermögen wir gegenwärtig nichts darüber zu sagen, in welcher Weise bei diesen Veränderungen die einzelnen chemischen Bestandtheile des Holzes sich verhalten.

Bei den einzelnen Verwundungsarten zeigt die Wundfäule manche besonderen Erscheinungen. Bezüglich dieser können hier nur die wichtigsten Gesichtspunkte angedeutet werden; Ausführlicheres ist in meinem demnächst erscheinenden Buche: »Krankheiten der Pflanzen« zu finden.

Bei den Astwunden, d. h. den durch Abbrechen, Abschneiden oder Absägen von Zweigen oder Aesten entstehenden Verletzungen nimmt im Allgemeinen mit der Grösse der Wundfläche die Ausdehnung und der Grad der Wundfäule zu. Die gefährlichsten dieser Wunden sind die Aststumpfe, weil sie die vom Stamme oder der lebend bleibenden Astbasis ausgehende Ueberwallung verhindern sich zu schliessen, und atmosphärischem Wasser und saprophyten Pilzen die günstigsten Bedingungen des Eintritts gewähren. Der Holzkörper des Aststumpfes zeigt Wundfäule bis in den Stamm hinein, wodurch ausgefaulte Asthöhlen entstehen, die oft erst spät überwallt werden. Dagegen wird bei den Astschnitt-

flächen, wenn dieselben glatt an der Stammoberfläche gemacht sind, die Bildung der Asthöhlen vermieden; es tritt nur eine Bräunung des Holzkörpers auf, die bei Aestung der Eichen im Winter nach R. Hartig nur bis auf 1,5 Centim., bei Grünästung (März bis September) bis auf 1,5—2,5 Centim. Tiefe eindringt und selbstredend mit der Grösse der Wundfläche (wegen der desto späteren Bedeckung mit Ueberwallung) sich noch steigern kann. Dagegen kommt bei den Nadelhölzern wegen der Bekleidung mit dem ausfliessenden Harz, welches conservirend wirkt, eigentliche Wundfäule bei diesen Wunden nicht vor. Ausgangspunkte von Wundfäule können bei Grünästungen die Rindeverletzungen werden, die eintreten, wenn beim Absägen des Astes am unteren Rande nicht vorher eingeschnitten worden ist, indem dort die Rinde ein Stück vom Stamme losgelöst wird. Von dort aus läuft dann ein brauner Streifen im Holze von der Wunde aus abwärts, der nach R. Hartig bei Eichen zuweilen endlich 3—4 Meter weit sich erstrecken kann und auch durch die Verharzung der Wundfläche bei den Nadelhölzern nicht verhütet wird. Erst die erfolgte Ueberwallung setzt seiner Ausbreitung ein Ziel.

Gipfelbruch, Verlust starker Aeste, Zucht der Kopfhölzer führen, da es sich hier meist um ungefähr horizontale Wundflächen handelt, bei denen das Eindringen des atmosphärischen Wassers und die Verbreitung der Zersetzungsprodukte nach innen begünstigt wird, leicht zum Ausfaulen des Stammes, zur Entstehung hohler Bäume. Auch von den unteren Theilen des Stammes, und vorzüglich von den Verwundungen der Wurzeln kann, befördert durch die Feuchtigkeit des Bodens, eine hochgradige Wundfäule bis in den Stamm sich fortsetzen.

Schälwunden haben nach Ratzeburg und R. Hartig bei Fichten nur eine Bräunung zur Folge, welche sich mehr oder weniger nach innen und nach oben und unten, selbst bis in eine Entfernung von einigen Metern erstreckt, aber nur den Kern betrifft, während alles später gebildete Holz frei von Bräunung ist. Bei Kiefern tritt wegen des Harzreichthums nur eine geringe Bräunung des Schälkernes ein. Der technische Werth des Holzes soll dadurch nicht merklich vermindert werden. Die stärkere Verderbniss, welche das Harzen zur Folge hat, wurde oben angedeutet. Ueber die Wundfäule, welche die Frostspalten zur Folge haben, ist das Kapitel von den Frostwirkungen zu vergleichen.

Mit den Zersetzungserscheinungen der Wunden nahe verwandt ist der unter dem Namen Krebs bekannte eigenthümliche Krankheitszustand der Zweige und Stämme verschiedener Laubbäume, vorzüglich der Kernobstbäume, dessen hauptsächliche Charaktere einmal darin bestehen, dass es Wundstellen sind, bei denen der natürliche Heilungsprozess fortwährend durch Verwundungen der Ueberwallungsränder wieder gestört wird und die daher statt zu heilen immer grösser werden, und zweitens darin, dass dabei die Cambiumschicht eine krankhafte Thätigkeit äussert, indem sie statt normales Holz ein Parenchym in abnormer Menge erzeugt. Es ist gewiss, dass der Krebs durch den Stich der Blutlaus als ein den Gallenbildungen verwandtes Produkt erzeugt wird, worüber am betreffenden Orte Näheres zu sagen ist. Aber es scheint nach dem einstimmigen Urtheil der Pomologen ebenso unzweifelhaft zu sein, dass Krebs, nämlich eine unter den obigen Begriff fallende Wunden- und Zersetzungserscheinung, auch durch andere Ursachen, nämlich durch mechanische Verletzungen, wenn diese sich an der nämlichen Stelle immer in derselben Weise wiederholen, hervorgerufen werden kann. Als solche in Krebs übergehende Wunden werden namentlich kleine Frostrisse, die an gewissen Stellen der Zweige oder des Stammes auftreten, bezeichnet, so von Sorauer[1]), von Göthe[2]). Andere, wie Lucas[3]),

[1]) Tageblatt d. Naturf.-Versamml. zu Hamburg 1876.

[2]) Mittheilungen über den Krebs der Apfelbäume. Leipzig 1877.

[3]) Pomologische Monatshefte, 1876, pag. 365.

betonen die Nothwendigkeit, dass man auch noch andere Veranlassungen annehmen müsse, um die Thatsache erklärlich erscheinen zu lassen, die man beobachtet haben will, dass Bäume, die mit krebsigen Reisern veredelt wurden, selbst krebsig werden (Blutlaus?). Und überdies ist kaum irgend eine Veranlassung denkbar, die in der pomologischen Literatur nicht schon als Ursache des Krebses hingestellt worden wäre. Wieweit in solchen Fällen etwa die Blutlaus betheiligt gewesen ist, lässt sich natürlich nicht mehr feststellen, und da die Krebsbildungen in der Regel erst im vorgeschrittenen Stadium bemerkt werden, so ist über ihre Veranlassung nichts Sicheres mehr zu ermitteln; selbstverständlich verbleiben diese Bildungen, wenn etwa die vorhandenen Blutläuse aus irgend einem Grunde umgekommen sind oder sich entfernt haben. SORAUER[1]) unterscheidet zwei Formen von Krebsgeschwülsten an den Apfelbäumen, die beide von Frostbeschädigungen herrühren sollen. Die »rosenartig offene« Krebsgeschwulst hat in der Regel eine bedeutende geschwärzte todte Holzmasse im Centrum liegen und diese von mehreren sehr dicken, zusammenhängenden, oft faltigen und zerklüfteten, in jedem Jahre terassenförmig zurückspringenden Wundrändern umgeben, so dass das Ganze ein rosenähnliches Aussehen hat. Die Wundränder bestehen aus den sehr starken Ueberwallungswülsten, deren sich jedes Jahr ein neuer am äusseren Rande der inzwischen wieder abgestorbenen vorjährigen bildet. In denselben ist der Holzkörper stark verdickt unter abnormer Wucherung von Holzparenchym, und diese Beschaffenheit des Holzes wird als die Ursache der leichten Verletzbarkeit durch Frost betrachtet, indem bei Frosteintritt die vorwiegend tangentiale Zusammenziehung der Gewebe an denjenigen Stellen am wenigsten Widerstand findet und Frostrisse veranlasst, wo das Holz aus solchem Holzparenchym besteht. Es darf übrigens bemerkt werden, dass der von der Blutlaus herrührende Krebs sehr ähnliche Symptome hat. Die andere Form ist die »geschlossene Krebsgeschwulst«; diese stellt bei vollkommener Ausbildung eine in Folge der stetig wiederholten Ueberwallungen eine annähernd kugelige, berindete Holzwucherung dar, welche ähnlich wie Maserkröpfe den Zweigdurchmesser bisweilen um das Drei- bis Vierfache übertreffen und an ihrer abgeflachten Gipfelfläche ebenfalls im Centrum trichterförmig vertieft sind. Der Unterschied dieser zweiten Form besteht also hauptsächlich darin, dass die Wundränder durch ihre Ueberwallung dicht gegen einander gewachsen sind. SORAUER beschreibt die ersten Anfänge dieser Bildungen als eine sanfte mit eigener Rinde versehene Auftreibung, über welcher die alte Rinde gesprengt ist und welche lippenförmig gespalten erscheint; denn sie stellt zwei Ueberwallungsränder eines Spaltes dar, welcher bis auf das junge Holz gedrungen war und dort eine braune todte Partie erkennen lässt. Um die Knospen und um die Basis der Zweige tritt diese Beschädigung vorzugsweise ein, wovon SORAUER den Grund in der an diesen Stellen grössten Menge parenchymatischen Gewebes im normalen Holzringe sieht, der deshalb auch hier am leichtesten durch den Frost verwundet werden könne. Daher steht häufig in der Mitte einer offenen Krebswunde ein Zweigstumpf als kurzer brauner Zapfen. Die rosenartig offenen Krebswunden können, indem sie sich vergrössern, endlich den ganzen Stamm oder Zweig umklammern, worauf dieser oberhalb des Krebses abstirbt und vom Sturm gebrochen wird. Auch nach R. HARTIG[2]) kommen an der Rothbuche durch Frostbeschädigung krebsartige Krankheiten zur Entwicklung, die freilich mit denen der Apfelbäume nicht ganz identisch zu sein scheinen. Es werden dadurch Zweige getödtet, und das Absterben pflanzt sich von der Basis derselben aus weiter fort, wodurch Krebsstellen rings um dieselbe entstehen. Am Rande der Krebsstelle bildet sich ein Ueberwallungswulst, und wegen des anfänglich dünnen Periderms desselben tödtet ein scharfer Frost, wenn die Cambialthätigkeit bereits erwacht ist, das wenig geschützte Cambium des Krebsrandes; daher vergrössert sich die Krebsstelle im ganzen Umfange. Ausserdem nimmt R. HARTIG an den Buchen als Ursache des Krebses ebenfalls Pflanzenläuse und in einem sogleich zu erwähnendem Falle auch Schmarotzerpilze an.

An den abgestorbenen Rindetheilen der Krebsstellen der Obstbäume siedelt sich oft ein Kernpilz, *Nectria*, an, dessen purpurrothe, stecknadelkopfgrosse oder grössere Conidienstromata früher mit dem Gattungsnamen *Tubercularia* bezeichnet, besonders zur Winterszeit aus den ge-

---

[1]) Handbuch der Pflanzenkrankheiten, pag. 199, und Tagebl. der Naturf.-Versammlung zu Hamburg 1876.

[2]) Tagebl. d. Naturf.-Versamml. zu München 1877, pag. 207.

nannten Theilen hervorbrechen. Wenn man das sonstige Vorkommen dieser gemeinen Pilze, die sich immer nur an schon abgestorbenen Zweigen oder Stammtheilen zeigen, hiermit vergleicht, so muss man SORAUER's Ansicht, der sie auch beim Krebs nur als secundäre Erscheinung, als Fäulnissbewohner, betrachtet, für sehr wahrscheinlich halten. R. HARTIG (l. c.) hingegen, welcher auch beim Buchenkrebs solche Pilze (*Nectria ditissima* TUL.) beobachtete, hält diese für wahre Parasiten und in den Fällen, wo sie vorkommen, für die Ursache des Krebses. Bei diesem Stande der Sache halte ich die Krebsfrage, soweit andere Ursachen als Pflanzenläuse genannt werden, gegenwärtig noch keineswegs für abgeschlossen.

Pilze als Begleiter der Wundfäule. In den wundfaulen Geweben siedeln sich nicht selten saprophyte Pilze an, je nach Pflanzentheilen verschiedene Arten. In den Faulstellen der Rüben und ähnlicher Theile sind es gewöhnlich Bakterien und hefeartige Zellen. Sehr verbreitet sind in oberirdischen Pflanzentheilen, besonders in voluminösen Organen, wie bei den Succulenten und namentlich im Holze der Bäume, eigentliche, aus Hyphen bestehende Pilzmycelien, welche meist mit Leichtigkeit die Zellmembranen durchbohren und quer durch die Zellen hindurchwachsen, auch ihre mannigfaltigen Fructificationsorgane meist an der Oberfläche oder in Lücken der wundfaulen Gewebe entwickeln. Diese Organismen finden sich immer nur in den schon in Fäulniss übergegangenen Gewebepartien, nicht in den angrenzenden lebenden, und erweisen sich dadurch als wahre Saprophyten; sie dürfen nicht mit Parasiten verwechselt werden, von denen auch manche an Wundstellen ihren Einzug halten, besonders bei Holzpflanzen, wo sie dann aber durch ihr anderes Verhalten und durch eigenthümliche Krankheiten, die sie im Gefolge haben, sich unterscheiden. Die Zahl der an den verschiedenen Pflanzen vorkommenden saprophyten Pilzformen ist eine so grosse, dass hier von einer Nennung derselben Abstand genommen werden muss, zumal da sie nicht mehr rein pathologisches Interesse haben. In meinem demnächst erscheinenden Buche: »Krankheiten der Pflanzen« ist eine Aufzählung der wichtigsten und häufigeren Formen gegeben.

II. Abschnitt.

Krankheiten, welche durch Einflüsse der anorganischen Natur hervorgebracht werden.

Kapitel 1.

Von den Wirkungen des Lichtes.

Mehrere Lebensprozesse der Pflanze sind vom Lichte abhängig. Bei dauernder Dunkelheit unterbleiben sie oder werden geschwächt, und auch schon bei einer geringen Helligkeit erfolgen sie nicht mit normaler Lebhaftigkeit, so dass unter solchen Umständen krankhafte Zustände sich ergeben. Da diese Erscheinungen zugleich auf rein pflanzenphysiologischem Gebiete liegen, so mag bezüglich derselben auf den betreffenden Theil der Encyklopädie verwiesen werden und hier nur eine ganz kurze Erwähnung genügen. Bei chlorophyllhaltigen Pflanzen leiden durch Lichtmangel: 1. die Bildung des Chlorophylls, 2. die Erzeugung der für die vollständige Ausbildung der Zellen und für das normale Wachsthum erforderlichen Cellulose und 3. die Assimilation in den chlorophyllführenden Zellen.

I. Chlorophyllbildung. Wenn im Finstern Samen keimen, Knollen, Zwiebeln und Rhizome austreiben, Knospen sich entfalten, so bleiben alle neugebildeten Theile gelb oder ganz bleich. Man bezeichnet diese Krankheit, bei welcher übrigens meist auch die unten zu erwähnenden Abnormitäten des Wachsthums eintreten, als Vergeilen, Verschnaken, Verspillern, Etioliren *(etiolement)*. Der Grund liegt in einem Unterbleiben der Bildung der Chlorophyllkörner, zu welcher das Licht nothwendig ist. Dabei sind jedoch die aus protoplasmatischer Substanz gebildeten Chlorophyllkörner im Protoplasma der Zellen in farblosem Zustande vorhanden; es fehlt ihnen nur der durch Alkohol ausziehbare eigentliche Farbstoff, das Chlorophyll. An's Licht gebracht ergrünen etiolirte Pflanzentheile in kurzer Zeit. Die Wirkung ist in der Pflanze lokal, jeder beliebige Theil einer im übrigen am Lichte befindlichen Pflanze etiolirt, wenn man ihn vor den Lichtstrahlen schützt. Chlorophyllbildung geschieht noch bei äusserst schwacher Beleuchtung; erst völlige Dunkelheit verhindert sie. Die minder brechbaren (rothen, orangen, gelben und grünen) Strahlen des Spectrums sind wirksamer als die stark brechbaren (blauen und violetten). Eine Ausnahme machen die Keimlinge der Coniferen und die Farnwedel, welche auch in tiefer Finsterniss ergrünen.

Für bereits ergrünte Pflanzentheile hat dauernde Dunkelheit eine Zerstörung des Chlorophylls und zwar nicht bloss des Farbstoffes, sondern auch des Chlorophyllkorns zur Folge. Solche Blätter werden gelbfleckig und endlich ganz gelb. Die einzelnen Pflanzenarten zeigen in dieser Beziehung sehr verschiedene Empfindlichkeit. Bei den meisten phanerogamen Landpflanzen tritt der Einfluss schon bei kurzer Verdunkelung oder bei ungünstiger Beleuchtung auf. Viele die an schattigen Standorten wachsen, desgleichen Wasserpflanzen können mehrmonatliche Dunkelheit ohne Schaden für ihr Chlorophyll ertragen.

Umgekehrt wird durch sehr intensives Licht das Chlorophyll beschädigt. BATALIN[1]) hat zuerst darauf aufmerksam gemacht, dass in direktem Sonnenlichte die Chlorophyllkörner blassgrün oder sogar gelb werden, und BÖHM[2]) sah Bohnenblätter in sehr intensivem Lichte erst gebleicht, dann gebräunt werden und absterben. Die schädliche Wirkung intensiven Sonnenlichtes auf die untere Blattseite war übrigens schon BONNET[3]) bekannt.

Von der Unabhängigkeit der Blüthenfarben vom Lichte machen manche purpurrothe und violette Blumenkronen eine Ausnahme, welche im Dunkeln blasser oder ganz farblos bleiben[4]).

II. Assimilation. Die Abhängigkeit der Assimilation vom Lichte kommt für die Pathologie insofern in Betracht, als Pflanzen, welche nicht assimiliren, keine neue vegetabilische Substanz produciren. Wenn Samen der Chlorophyllpflanzen im Dunkeln keimen, so entwickelt sich eine Anzahl Wurzeln, Stengelinternodien und Blätter; aber die Produktion steht still, sobald alle Reservenährstoffe, welche der Samen enthielt, verbraucht sind. Wägungen zeigen, dass die Trockensubstanz solcher Kümmerlinge geringer ist als die der Samen vor der Keimung, weil die Pflanze nicht nur keine neue organische Substanz bilden konnte, sondern auch durch Athmung einen Theil derselben verlor. Werden sie aber vorher

---

[1]) Bot. Zeitg. 1874, Nr. 28. Vergl. auch ASKENASY, Bot. Zeitg. 1875, Nr. 28.

[2]) Landwirthsch. Versuchs-Stationen 1877, pag. 463.

[3]) Nutzen der Blätter bei den Pflanzen. Uebersetzung v. ARNOLD. Nürnberg 1762, pag. 52.

[4]) Vergl. ASKENASY, Bot. Zeitg. 1876, Nr. 1 und 2.

wieder an's Licht gebracht, so können sie ergrünen, assimiliren und die Vegetation von Neuem fortsetzen. Die geringe Helligkeit, welche zur Bildung des Chlorophylls hinreicht, genügt zur Assimilation nicht. Letztere ist im Allgemeinen schon im diffusen Tageslicht eines Zimmers ausserordentlich gering, und man kann die schädliche Wirkung auch hinsichtlich der Stoffproduktion deutlich in ihrer Abstufung nach den Helligkeitsgraden verfolgen; sie scheint der Lichtintensität nahezu proportional zu sein. Auch in dieser Beziehung sind die einzelnen Pflanzenarten in ihrer Lichtbedürftigkeit verschieden. Für die meisten unserer Culturpflanzen ist die Helligkeit eines Zimmers schon auffallend nachtheilig, während Pflanzen schattiger Standorte bei einer noch geringeren Helligkeit genügend assimiliren, wie ihre normale Entwicklung unter solchen Verhältnissen beweist. Selbst nahe verwandte Arten sind hierin ungleich empfindlich; so verträgt die Fichte die Beschattung durch Hochwald leicht, die Kiefer nicht. Weisses Licht wirkt auf die Assimilation kräftiger, als die farbigen Strahlen. Von letzteren haben die gelben die stärkste, die violetten die allerschwächste, die ultravioletten chemischen Strahlen gar keine Wirkung.

Eine Reihe bekannter Vorkommnisse bei den Pflanzenculturen sind als die im Vorstehenden angeführten schädlichen Folgen ungenügenden Lichtes anzusehen. Man bezeichnet sie als Unterdrückung, Verdämmung oder Erstickung. Junge Pflanzen ersticken im Unkraute, z. B. Rübenpflanzen, wenn sie unter wuchernden grossblätterigen oder dichtstehenden, also beschattend wirkenden Unkräutern wachsen; ebenso der Klee unter einer Deckfrucht, wenn diese dicht steht, gross- und reichblätterig ist. Die Pflanzen kümmern und gehen bald ein ohne ihre volle Entwicklung erreicht zu haben. In schwächerem Grade zeigt sich die Erscheinung z. B. in der kümmerlichen Entwicklung lichtbedürftiger Pflanzen, wenn sie als Topfgewächse in Zimmern gezogen werden, sowie der Gemüsepflanzen in Gärten, die unter dichtbelaubten Bäumen oder im Schatten hoher Wände gebaut werden. In den Forsten ist das Verdämmen des niedrigen Holzes durch höheres eine bekannte Sache. Die Stämme gehen wohl mit den anderen Individuen eine Zeit lang in die Höhe und wachsen auch gerade, aber sie bleiben dünner, neigen sich leicht um, haben nur schwache Zweigansätze und können im stark beschattenden Hochwald endlich als schwächliche Stämmchen unter überhandnehmender Zweigdürre zu Grunde gehen. Manche verlieren dadurch öfters schon früh den Wipfel und werden, indem untere Zweige sich vordrängen, zu Strauchformen, wie es z. B. die Lärche thut, wenn sie von ihresgleichen verdämmt wird. Auch die Holzbildung unterdrückter Bäume ist untersucht worden. Nach R. Hartig[1]) bilden sie im ersten Stadium der Unterdrückung relativ breite Herbstholzschichten, also schweres Holz. Der Jahresring nimmt aber absolut an Breite ab und sinkt nach unten auf eine Minimalbreite herab, während in den höheren Theilen die Ringbreite grösser ist als unten. Nach lange anhaltender Unterdrückung tritt dagegen das Herbstholz im unteren Stammtheile gegen das lockere Frühjahrsholz auffallend zurück und verschwindet fast gänzlich, während in den oberen Theilen das Holz relativ schwer ist.

III. Wachsthum der grünen Theile. Im Dunkeln zeigt sich ausser dem Unterbleiben der Chlorophyllbildung auch eine krankhafte Veränderung im Wachsthume und in der Formbildung der etiolirten Theile. Diese tritt in geringerem Grade aber auch schon bei schwacher Beleuchtung im diffusen Tageslichte, also auch wenn das Chlorophyll sich noch ausbildet, hervor. Die Veränderungen sind folgende: Internodien, welche im normalen Zustande sich strecken, erreichen eine noch viel grössere Länge als sonst, bleiben aber dünner, weicher und schlaffer, so dass der Stengel leicht umsinkt. Blattstiele und die vorwiegend langgestreckten Monokotyledonenblätter zeigen dasselbe. Die breiteren Blattflächen der Dikotyledonen aber bleiben nahezu auf dem Knospenzustande stehen und

[1]) Bot. Zeitg. 1870, Nr. 32—33, und 1874, pag. 391.

behalten mehr oder weniger die Faltungen oder Rollungen der Knospenlage. In den Geweben treten dabei auffallende Veränderungen ein, die ebenfalls als ein Stehenbleiben auf dem Jugendzustande sich charakterisiren; im Stengel werden Mark-, Holz- und Rinde-Elemente in geringerer Anzahl gebildet, die Holzbündel verharren als schwache isolirte Stränge, die Zellen des Holzes, Bastes, des Collenchyms und der Epidermis bleiben bei der halben Verdickung ihrer Membranen stehen. Die Ueberverlängerung des Stengels hängt damit zusammen, dass die Zellen desselben 3—5 Mal länger werden als gewöhnlich. In den Blattflächen haben die Zellen dieselbe Grösse wie in den normalen Blättern, sind daher in viel geringerer Anzahl vorhanden, auch haben alle Gewebe geringere, dem Jugendzustande entsprechende Ausbildung. Diese Veränderungen sprechen dafür, dass es dabei den Stengeln und Blättern an dem Stoffe gebricht, aus welchem die Zellmembranen bestehen (Cellulose). Da dies auch bei Vorhandensein von Reservenährstoffen stattfindet, so stellt sich die Krankheit dar als eine durch Lichtmangel bedingte Schwächung der Kraft, aus den Reservenährstoffen Cellulose zu bilden[1]). Die Ueberverlängerung erklärt sich wohl aus der grösseren Dehnbarkeit der minder verdickten peripherischen Gewebe dem Ausdehnungsstreben des Markes gegenüber.

Gelbes Licht wirkt auf das Wachsthum, wie Finsterniss: die Pflanzen zeigen hier alle Symptome des Etiolement mit Ausnahme der bleichen Farbe; denn das Chlorophyll bildet sich in solchem Lichte normal. Es sind also vorwiegend die stark brechbaren (blauen und violetten) Strahlen, welche das normale Wachsthum der Pflanzen bedingen[2]).

Wirkungen ungenügender Beleuchtung auf das Wachsthum der Pflanzen zeigen sich nicht bloss bei Zimmerkulturen, sondern auch im Freien, wenn lichtbedürftige Pflanzen an schattigen Orten oder in zu dichtem Stande wachsen. Auf derselben Ursache beruht auch das L a g e r n d e r F e l d f r ü c h t e, welches besonders am Getreide, jedoch auch an anderen lang- und dünnstengeligen Pflanzen, wie Wicken u. dergl. vorkommt. Die nächste Veranlassung sind oft Wind und Regen, welche sie niederwerfen; in der späteren Enwicklungsperiode der Pflanze trägt auch das grössere Gewicht der reifenden Aehre bei. Das Lagern ist nachtheilig, weil es den Erntearbeiten Schwierigkeiten bereitet, auch weil mitunter ein Verderben und Faulen der dem Lichte entzogenen unteren Theile damit verbunden ist. Halme, die ein gewisses Alter noch nicht überschritten haben, kehren, wenn sie aus der Verticale abgelenkt worden sind, durch geotropische Krümmungen ihrer Knoten von selbst wieder in lothrechte Richtung zurück. Daher ist zeitig eintretendes Lagern gewöhnlich vorübergehend: das Getreide steht nach einigen Tagen wieder auf. In der der Reife unmittelbar vorangehenden Periode aber, in welcher die Lebensthätigkeiten im Halme allmählich erlöschen, verlieren auch die Knoten von unten nach oben fortschreitend einer nach dem andern ihre geotropische Krümmungsfähigkeit. Tritt das Lagern in dieser Periode ein, so erheben die Halme nur ihre obersten Glieder nothdürftig; noch später wird es gar nicht mehr ausgeglichen. Die geringe Festigkeit des Halmes, welche der Grund des leichten Umsinkens ist, hielt man lange Zeit für die Folge eines zu geringen Gehaltes an Kieselsäure. Allein abgesehen davon, dass die letztere zum grössten Theile in den Blättern, nur in geringer Menge in den Internodien, in geringster Menge in den Knoten ihren Sitz hat, haben Analysen nachgewiesen, dass gelagertes Getreide an Kieselsäure nicht ärmer als anderes ist[3]), und Culturversuche haben gezeigt, dass auch bei Ausschluss der Kieselsäure normale, feste Getreidehalme erzogen werden[4]). Vielmehr stellt sich die Weichheit und Schlaffheit der unteren Halmglieder

---

[1]) KRAUS in PRINGSHEIM'S Jahrb. f. wiss. Bot. VII. — BATALIN, Bot. Zeitg. 1871. pag. 670.

[2]) Vergl. SACHS, Wirkungen farbigen Lichtes auf Pflanzen. Bot. Zeitg. 1865.

[3]) PIERRE, Compt. rend. LXIII.

[4]) SACHS, Experimentalphysiologie, pag. 150.

als die gewöhnliche Erscheinung des Etiolement dar. Denn man kann künstlich durch Beschattung der unteren Theile der Halme das Lagern hervorbringen[1]), und die unteren Halmglieder gelagerten Getreides zeigen in der That grössere Länge, längere und in den Membranen schwächer verdickte Zellen, so wie es im etiolirten Zustande zu sein pflegt[2]). Im Einklange damit steht die Erfahrung, dass das Lagern häufiger ist bei dichter Saat, wo die Pflanzen gegenseitig sich stark beschatten, als bei Drillcultur und weitläufiger Saat, bei freiwachsenden Halmen aber gar nicht vorkommt, ferner dass das Getreide besonders bei üppiger Entwicklung zum Lagern disponirt ist, weil die zahlreicheren und grösseren Blätter und die dickeren Halme beschattend wirken, daher auch der kräftigere Weizen öfter als andere Getreidearten lagert, und auch guter Boden und reichliche organische Düngung das Uebel befördern, ferner dass die Gefahr des Lagerns durch Eggen, Walzen, sowie durch Abweiden (das sogenannte Schröpfen) verhütet wird, weil dies die zu üppige Entwicklung hemmt, endlich dass man das Lagern auf Feldern, die zwischen hohen Bäumen, Wald oder grossen Gebäuden eingeschlossen sind, häufiger antrifft als in offenen Lagen, desgleichen in gebirgigen Gegenden auf der Thalsohle und an den Hängen häufiger als auf den freien Höhen. Aus dem eben Gesagten ergiebt sich von selbst, was man zu thun und zu vermeiden hat, um das Lagern des Getreides möglichst zu verhüten.

Kapitel 2.
Von den Wirkungen der Temperatur.

Der Gesundheitszustand der Pflanze kann gestört werden durch Einwirkungen der Temperatur. Dieser Fall tritt ein: 1. wenn das die Pflanze umgebende Medium bis zu denjenigen Temperaturgraden sich erwärmt oder abkühlt, welche das Leben überhaupt vernichten, 2. wenn innerhalb der Grenzen der für das Pflanzenleben geeigneten Temperatur die letztere beträchtlich von demjenigen Grade entfernt ist, welcher für den normalen Verlauf des Lebensprozesses der günstigste ist. Auch hier beschränken wir uns bei denjenigen Punkten, die mehr auf physiologischem Gebiete liegen, auf kurze Andeutungen.

A. Tödtung durch Hitze.

Befinden sich in Vegetation begriffene Pflanzen ganz in einem zu stark erwärmten Raume, so ist ihr Tod die Folge. Die Todessymptome treten dann schneller oder langsamer, spätestens in wenigen Tagen hervor, auch wenn die Pflanze inzwischen wieder in normale Temperatur gebracht worden ist.

Diese Symptome zeigen sich am auffallendsten an saftreichen Theilen. Gewöhnlich bemerkt man sie zuerst an eben erwachsenen Blättern, während die jüngeren noch unentwickelten Blätter länger, alte Blätter, Blattstiele und Internodien noch länger widerstehen. Die Zellwandungen verlieren ihren Turgor, sie lassen Zellsaft in die Intercellulargänge austreten und schützen ihn auch nicht mehr gegen Verdunstung; das Protoplasma verliert seine Bewegung und Organisation, es nimmt, wenn die Zelle farbigen Saft enthält, den Farbstoff auf und lässt ihn aus dem Pflanzentheile, sobald dieser in Wasser gelegt wird, austreten. Aus diesen Veränderungen der Zellen resultirt die bekannte Beschaffenheit aller durch Hitze getödteten saftreichen Pflanzentheile: die Schlaffheit, die Weichheit, das leichte Austreten des Saftes durch Druck aus solchen Theilen, besonders voluminösen, wie Succulenten, Zwiebeln u. dergl., die durchscheinende Beschaffenheit (in Folge der Erfüllung der Intercellulargänge mit Saft), das rasche Welkwerden und Vertrocknen.

Der tödtliche Temperaturgrad ist für Landpflanzen verschieden, je nachdem

---

1) L. Koch, Abnorme Aenderungen wachsender Pflanzenorgane durch Beschattung. Berlin 1872.

2) Derselbe, l. c. pag. 16.

dieselben in Luft oder in Wasser sich befinden. Man darf im Allgemeinen 50 bis 52° C. in der Luft und schon 45 bis 46° C. im Wasser bei einem Aufenthalt von 10 Minuten für tödtlich halten. Specielleres ist in der Physiologie zu finden. Noch grösser ist der Widerstand, den trockene Samen und Pilzsporen gegen Hitze zeigen; der schädliche Einfluss kann sich hier selbstverständlich nicht in denjenigen Symptomen wie bei saftreichen Organen äussern, sondern er besteht in dem Verluste der Keimfähigkeit. Das Nähere ist ebenfalls der Physiologie zu überlassen.

Als lokale Beschädigungen durch Sonnenhitze an erwachsenen höheren Pflanzen sind mancherlei Erscheinungen gedeutet worden, ohne dass dafür immer ein genügender Nachweis beigebracht worden wäre. Sogar Effekte, welche unzweifelhaft nicht einmal indirekt durch stärkere Erwärmung veranlasst werden, wie verschiedene parasitäre Fleckenkrankheiten der Blätter, hat man so erklären wollen[1]). Aber es sind hier auch alle Erscheinungen von Sommerdürre auszuschliessen, weil diese auf einem Missverhältniss zwischen Wasseraufnahme und Verdunstung beruhen, von der Temperatur als solcher unabhängig sind. Das sogenannte Verbrennen der Blätter in Gewächshäusern, wobei gelbe oder braune vertrocknete Flecken, welche durch die ganze Dicke des Blattes gehen, auftreten, findet statt, wenn Wassertropfen auf den Blattflächen sich befinden und dieselben durch die Sonne soweit erhitzt werden, dass eine Tödtung der Blattsubstanz stattfindet, wie NEUMANN[2]) beobachtete, der solche Flecken an den Blättern von *Dracaena* und *Cordyline* binnen wenigen Minuten entstehen sah, nachdem sie bespritzt waren und von der Sonne beschienen wurden, wobei die Flecken unter den Tropfen sich bildeten. Der tödtlich wirkende Temperaturgrad ist freilich nicht ermittelt worden. Dass aber Pflanzentheile, die von intensivem Sonnenlichte getroffen werden, stärker als die umgebende Luft sich erwärmen hat ASKENASY[3]) an *Sempervivum* und *Opuntia* beobachtet, welche dabei 43 bis 49, selbst 51 bis 52° C. annehmen, ohne geschädigt zu werden, während dünnere Blätter, z. B. von *Gentiana cruciata*, gleichzeitig nur bis 35° C. sich erwärmten. Da die erstgenannten Grade in der Nähe derjenigen Temperatur liegen, welche im Wasser tödtlich ist, so wäre, wenn die Blätter bei solcher Erwärmung benetzt sind, eine Tödtung nicht undenkbar, auch wenn die Tropfen nicht gerade wie Brenngläser wirken sollten. — Der durch verschiedenartige äussere Verletzungen verursachte Samenbruch der Weinbeeren (s. Hagelschäden) kann nach HOFFMANN[4]) auch durch die Sonnenstrahlen bewirkt werden, wenn dieselben durch Wassertropfen, die an der Beere hängen, wie durch eine Linse auf der Oberfläche der Schale im Brennpunkte vereinigt worden sind und eine Tödtung der getroffenen Stelle der Beere hervorgebracht haben.

Durch Isolation sollen nach DE JONGHE[5]) Sonnenrisse in der Rinde der Obstbäume entstehen, und zwar im Frühjahre, besonders am unteren Theile des Stammes, immer auf der der Sonne zugekehrten Seite, welche ihren Strahlen von 11 Uhr Vormittags bis 2 Uhr Nachmittags ausgesetzt ist. Das Bedecken dieser Seiten mit Stroh soll das Aufreissen verhindern. Da die Erscheinung nur im März auftreten soll, so muss wol den Spätfrösten hierbei die eigentliche Ursache zugeschrieben werden, indem sie in der saftreich gewordenen Cambiumschicht ein Ge-

[1]) DECANDOLLE, Physiologie végétale III. pag. 1113.

[2]) ADANSONIA, 1860. pag. 320, im Auszuge in Hamburger Gartenzeitung 1863, pag. 163.

[3]) Bot. Zeitg. 1875, Nr. 27.

[4]) Bot. Zeitg. 1872. Nr 8.

[5]) Bot. Zeitg. 1857. No. 10.

frieren bewirken, welches ein Absprengen der Rinde vom Holze zur Folge hat, worauf vermuthlich die von der Saftzuleitung ausgeschlossene Rinde durch die Sonnenhitze vertrocknet und berstet. Nach CASPARY[1]) soll jedoch auch erst im August die Entstehung von Sonnenrissen an den der Mittagssonne ausgesetzten Seiten bemerkt worden sein, was der Genannte als eine unmittelbar tödtliche Wirkung der Sonnenhitze auffasst. Die Vermuthung ist aber auch hier nicht ausgeschlossen, dass ein früher eingetretener Frosttod der Rinde erst bemerkt worden ist, nachdem in der heissen Jahreszeit die Austrocknung der todten Partien bis zum Bersten fortgeschritten war. Ob die Sonne allein eine solche Wirkung hervorzubringen vermag, bedarf also noch einer kritischen Untersuchung.

B. Wirkungen des Frostes.

I. Veränderungen beim Gefrieren.

Ein Erstarren der Pflanzensäfte zu Eis findet zwar im Allgemeinen in der Nähe von 0° statt, braucht aber nicht genau mit dieser Temperatur des umgebenden Mediums zusammen zu fallen. Denn dünne und flächenreiche Pflanzentheile sind, ausgenommen im direkten Sonnenlicht, in Folge von Wärmestrahlung und Verdunstung in freier Luft gewöhnlich etwas kälter als diese (wie Thau- und Reifbildung auf den Pflanzen beweisen) und können also, wenn die Luft nur wenige Grade über 0° hat, unter den Gefrierpunkt abgekühlt sein. Andererseits brauchen die Pflanzensäfte als mehr oder minder concentrirte Lösungen bei 0° noch nicht zu gefrieren[2]), und wenn sie gefrieren, so scheiden sie sich in fast reines Wasser, welches erstarrt, und in eine concentrirtere Lösung, welche dies erst bei stärkeren Kältegraden thut. Uebrigens ist in trockneren Pflanzentheilen kein oder nur wenig Zellsaft in den Zellen vorhanden; fast alles Wasser befindet sich im imbibirten Zustande in der Zellhaut, im Protoplasma und in dessen geformten Inhaltskörpern, und auch von diesem Wasser gefriert bei bestimmten Kältegraden nur ein Theil, der andere wird als Imbibitionswasser zwischen den Molekülen dieser Organe festgehalten. Ist aber dieses Imbibitionswasser nur in geringer Menge vorhanden, so kann überhaupt nur eine sehr unbedeutende oder vielleicht gar keine Krystallisation zu Eis eintreten. Jedenfalls lassen auch bei den stärksten Kältegraden unserer Winter alle trockenen Pflanzentheile, wie die Winterknospen und die Zweige der Holzpflanzen sowie die Samen, keine Veränderung im Sinne eines Gefrierens wahrnehmen, und es sind nur saftreichere Organe, wie die Stengel und Blätter der Kräuter, das Laub der Bäume und Sträucher, die Aeste derselben im Zustande der Saftfülle, Knollen, Zwiebeln und succulente Pflanzen, welche auffallend gefrieren. Man muss unterscheiden zwischen solchen Veränderungen, welche im gefrorenen Zustande vorhanden sind, und solchen, welche erst beim Aufthauen eintreten. Zu den ersteren gehören 1. die Eisbildung und die damit zusammenhängenden Zerreissungen der Gewebe, sowie der Wasserverlust und das Einschrumpfen der Zellen, 2. die Krümmungen der Pflanzentheile, 3. gewisse Farbenänderungen derselben.

1. **Eisbildung.** Beim Gefrieren werden saftige Pflanzentheile in Folge der in ihnen stattfindenden Eisbildung hart und glasig spröde. Werden die Theile plötzlich starken Kältegraden ausgesetzt, so erstarren sie durch und durch gleichmässig zu steinharten Körpern. Wesentlich anders ist die Eisbildung, wenn die Pflanzentheile allmählich bei geringen Kältegraden (— 1 bis 4° C.) gefrieren,

[1]) Verhandl. d. phys.-ökon. Gesellsch. zu Königsberg 1858.

[2]) Vergl. NÄGELI, Sitzungsber. d. bair. Akad. d. Wissensch. 9. Febr. 1861.

wie dies in unserem Klima im Freien bei Eintritt von Frost gewöhnlich der Fall ist. Hier bilden sich Eismassen intercellular in den Geweben, welche dadurch zerklüftet werden, während die Zellen mehr oder weniger zusammenschrumpfen, weil Wasser aus ihnen ausgetreten und dann zu Eis erstarrt ist, jedoch selbst nicht gefrieren, sobald eben der Frost keinen ungewöhnlich starken Grad erreicht.

Die Bildung zusammenhängender Eismassen in gefrierenden Pflanzen ist den Beobachtern schon vor langer Zeit aufgefallen, eingehender aber zuerst von CASPARY[1]), später von PRILLIEUX[2]) untersucht worden. Nach diesen und meinen Beobachtungen tritt sie am häufigsten und stärksten erstens an solchen Pflanzen auf, welche für den Winterzustand nicht vorbereitet und noch in Vegetation begriffen sind, nämlich besonders an Spätlingen der Einjährigen und an exotischen Stauden im freien Lande, zweitens im Frühlinge an Pflanzen, die bereits in Saft getreten sind oder zu treiben begonnen haben, also überhaupt an solchen, die reich an Saft sind und denen solcher auch fortwährend durch die Wurzelthätigkeit zugeführt wird. Uebereinstimmend ist überall, dass die Eismasse wenigstens Anfangs, meist für immer, innerhalb des Pflanzentheiles sich befindet und aus prismatischen Eiskrystallen besteht, welche mit einander parallel und mehr oder minder zusammenhängend, wie Basaltsäulen stets vertical auf demjenigen Gewebe stehen, aus welchem das Wasser ausfriert. In einer Beziehung zu den einzelnen Zellen oder Intercellulargängen, wie CASPARY glaubte, stehen die Krystalle nicht. In den Eissäulchen sind gewöhnlich sehr feine in der Richtung der Längsachse fadenförmig gereihte Luftblasen eingeschlossen. Meistens behalten die Eismassen diese faserig compakte Beschaffenheit, auch wenn sie zu grosser Stärke heranwachsen, die nicht selten die Dicke des unterliegenden Gewebes weit übertrifft. Indessen haben schon ältere Beobachter, sowie auch CASPARY[3]) und PRILLIEUX[4]), mitunter gesehen, dass das Eis auch durch excessives Wachsthum in radialer Richtung stellenweis aus den Stengeln bald in Form fast zolllanger krystallinischer Fäden, bald in dünnen vertikalen Eisblättern oder Kämmen, bald als faserige Eislocken weit hervortritt. Es hängt von dem anatomischen Bau des Pflanzentheiles ab, an welchem Orte die Eismassen sich bilden. Der gewöhnlichste Fall bei Stengeln und Blattstielen krautartiger Pflanzen ist, wie PRILLIEUX schon angegeben hat, der, dass im Rindeparenchym, bald unmittelbar unter der Epidermis, bald tiefer, eine mit der Oberfläche concentrisch liegende Eiskruste von ansehnlicher Stärke sich bildet, durch welche die Epidermis und die etwa mit abgetrennten äusseren Rindeschichten wie ein weiter Sack abgehoben und nicht selten gesprengt werden. Das grüne Rindeparenchym ist wegen der Anwesenheit vieler Intercellulargänge und wegen der leichten Trennbarkeit der einzelnen Zellen der Entstehung dieser intercellularen Eismassen besonders günstig. An den Punkten, wo die Epidermis durch collenchymatische oder ähnliche feste Gewebe fester mit dem Innern zusammenhängt, ist die peripherische Eislage unterbrochen. So haben nach PRILLIEUX der Stengel von *Senecio crassifolius* 5, die Stengel der Labiaten 4, nämlich an den 4 Seiten liegende, die meisten Blattstiele 3 solcher Eisplatten unter der Oberfläche, nämlich eine an der rinnenförmigen oder flachen Oberseite, je eine an den beiden Hälften der convexen Unterseite. Dagegen bekommen die Stengel der Scrofularineen eine ringförmig zusammenhängende Eisschicht; und am Stengel von *Borago officinalis* finde ich viele ungleich grosse, nur durch dünne Schichten von Rindenparenchym getrennte dicke Platten nebeneinander einen ringförmigen Eismantel bilden (Fig. 19). Ich habe mich von der Richtigkeit der Angabe PRILLIEUX's überzeugt, dass bei diesem Gefrieren die Zellen dort, wo die Eisklüfte im Gewebe sich bilden, nur auseinanderweichen, aber nicht zerrissen werden (Vgl. Fig. 20 C.) Die von CASPARY untersuchten Pflanzen, meist kleine exotische Sträucher mit stark entwickeltem Holzkörper (*Heliotropium peruvianum, Cuphea pubiflora* und andere Arten, *Lantana abyssinica* und *aculeata*, *Manulea oppositifolia, Calceolaria perfoliata)*, zeigten das Eis unmittelbar auf dem Holzcylinder aufsitzend, zwischen diesem und der Rinde, die dadurch vom Holz getrennt und

[1]) Bot. Zeitg. 1854, No. 38—40, wo auch die ältere Literatur zu finden ist.

[2]) Ann. sc. nat. 5. sér. T. XII. (1869) pag. 125.

[3]) Bot. Zeitg. 1854, pag. 665—674; daselbst auch die älteren Angaben.

[4]) l. c. pag. 129.

verschiedenartig gesprengt war. Auch hat Derselbe[1]) im Frühjahre an einheimischen Bäumen bei plötzlich eintretendem Frost ein Gefrieren des Saftes im Cambium und ein Absprengen der Rinde vom Holze beobachtet. Ein zweiter Ort der Eisbildung in Stengeln und Blattstielen, der gleichfalls von den genannten Beobachtern schon genannt wird, ist das Mark. Wo dieses massiv ist, bilden sich oft mehrere Eispartieen, welche das Gewebe unregelmässig der Länge und der Quere nach zerklüften. In hohlen Stengeln füllt sich oft die Markhöhle mehr oder weniger mit Eis, welches in einer ringförmig zusammenhängenden Kruste die Wand der Höhle bedeckt, wie ich es z. B. in gefrorenen Stengeln von *Borago officinalis* fand (Fig. 19). Durch solche Anhäufungen von Eis im Mark kann endlich der Holzring gesprengt werden, was CASPARY[2]) und ältere Beobachter gesehen haben. Wenn im Markgewebe noch einzelne Gefässbündel zerstreut stehen, so schiesst auch um jede ein Gefässbündel umgebende Gewebepartie eine ringförmige Eiskruste an, wie SACHS[3]) von gefrorenen Blattstielen von *Cynara Scolymus* angiebt. Blattstiele, die hauptsächlich aus zartem Parenchym bestehen, in welchem nur wenige und feine Fibrovasalstränge verlaufen, können, wenn die Epidermis abgehoben oder stellenweise gesprengt ist, auch innerlich sehr tief der Quere und der Länge nach von dem sich bildenden Eis zerrissen werden. Die Verwundungen können dann dadurch noch vergrössert werden, dass die theilweise befreiten Parenchymstücken in Folge der Gewebespannung sich nach aussen concav krümmen, zum Beweise, dass sie selbst dabei nicht gefroren sind. So bemerkte ich es an Stielen der Wurzelblätter von *Lychnis diurna* zu Ende des Winters nach schwachem Nachtfroste. Eine andere eigenthümliche Art der Bildung von Eisplatten in Blattstielen hat v. MOHL[4]) beschrieben: er fand, dass im Herbst bei Nachtfrösten an den Blattpolstern der Baumblätter in der ganzen vorgebildeten Trennungsschicht eine Eisplatte sich bildet, durch welche das Blatt abgegliedert wird, so dass am Morgen plötzlich massenhafter Blattfall eintritt. In den gewöhnlichen dünnen Blattflächen der meisten Pflanzen ist die Eisbildung minder auffallend, obgleich auch diese Theile bei Frost erstarren. Ich fand in gefrorenen Blättern krautartiger mono- und dikotyledoner Pflanzen verhältnissmässig dünne Eiskrusten meist zwischen der Epidermis und den angrenzenden Mesophyllzellen, zum Theil auch zwischen die letzteren eindringen, seltener unter der ersten Mesophyllzellenschicht (*Iris*), also wiederum an denjenigen, der Oberfläche nächsten Orten, wo Intercellularräume vorhanden sind und die Zellen am leichtesten von einander weichen. Daher sieht man dies besonders an

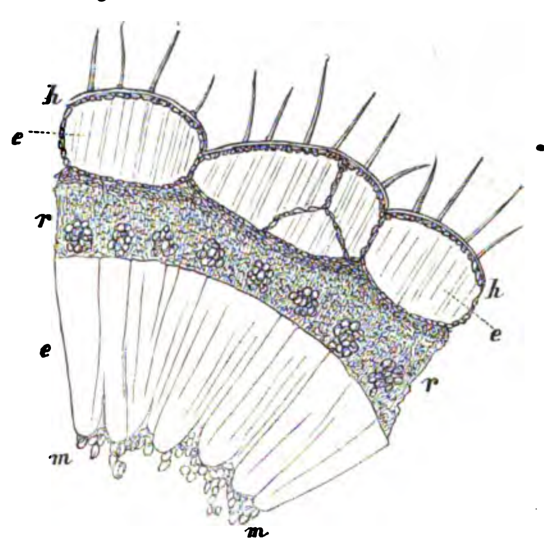


Fig. 19. (B. 105.)

Gefrorener Stengel von *Borago officinalis*, ein Stück desselben im Querschnitte. r Rinde mit dem Gefässbündelringe. h behaarte Oberhaut, nebst Partien der Rinde durch mächtige, radial gestreifte Eisplatten ee, die einen ringsumlaufenden Eismantel bilden, abgehoben. Die Höhlung des Stengels auf der Innenseite von r ist mit einem aus dichtstehenden Eiskrystallen gebildeten starken Hohlcylinder von Eis e ausgekleidet; auf den Spitzen dieser Eiskrystalle die bis dorthin geschobenen Markzellen mm, welche auf der Innenseite von rr gesessen hatten. Schwach vergr.

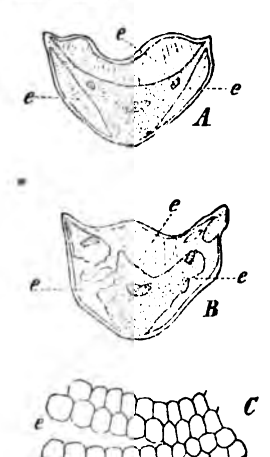
[1]) Bot. Zeitg. 1857, pag. 153. Das Gleiche wird schon von DU PETIT THOUARS (Le verger francais, Paris 1817) ausgesprochen.

[2]) Bot. Zeitg. 1854. pag. 671—674.

[3]) Lehrbuch der Botanik. 4. Aufl. pag. 703, Fig 473.

[4]) Bot. Zeitg. 1860, pag. 15.

der unteren Blattfläche, wo das Schwammparenchym jene Bedingungen am meisten erfüllt, mit Ausnahme der Stellen über den stärkeren Nerven; aber es kommt auch an der oberen Seite des Blattes zu Stande. Uebrigens fand ich diese Eisbildung nie gleichmässig über die ganze Blattfläche, immer mehr oder minder fleckenweiss und zwar ganz regellos localisirt; offenbar bilden die Stellen, wo die Krystallisation beginnt, Anziehungspunkte für neue Flüssigkeit, die sich dorthin zieht von den übrigen Theilen des Blattes her, welche dadurch soviel Saft verlieren, dass an ihnen keine Eisbildung eintreten kann. Ein meist auffallend hellgrünes Colorit zeigt die Stellen an, wo Eis in der Blattfläche abgeschieden worden ist.



(B. 106.) Fig. 20.

Gefrorene Blattstiele von *Lychnis diurna*, A und B im Querschnitte schwach vergrössert. e die Eismassen, durch welche die oberflächlichen Zellschichten vom inneren Gewebe abgehoben sind, das letztere auch stellenweise zerrissen ist. C Stärker vergrösserter Durchschnitt durch eine Stelle des äusseren Theiles des Blattstieles, wo eine Eisbildung beginnt; dieselbe zeigt sich deutlich zwischen den Zellen, die hier auseinandergewichen, nicht zerrissen sind.

Von den mit der Eisbildung verbundenen schädlichen Zerreissungen der Gewebe sind die Blätter unserer saftigen einheimischen Crassulaceen, deren Blattrosetten den Winter überdauern, durch ihren anatomischen Bau geschützt. Die Blätter der *Sempervivum*-Arten haben nämlich keinen concentrisch geschichteten Bau, mit welchem eine Bildung concentrischer Eislagen verbunden sein würde, welche die Sprengung der Hautgewebe veranlasst. Vielmehr haben sie auf dem Querschnitte die Parenchymzellen in Reihen, welche rechtwinklig zur Epidermis gestellt sind und mit eben solchen Reihen von Intercellulargängen, die zwischen ihnen sich befinden, abwechseln: das Mesophyll besteht also aus einschichtigen Gewebeplatten, welche in der Längsrichtung und vertical zur Oberfläche gestellt sind. In gefrorenen Blättern fand ich die einzelnen Gewebeplatten durch Vergrösserung und Vereinigung der Intercellulargänge von einander gewichen und durch dünne Eisplatten von derselben Richtung, welche die Zwischenräume ausfüllte, getrennt; jede Gewebelamelle war zwar in Folge starker Schrumpfung der Zellen dünner, jedoch in ihrer Continuität nicht unterbrochen und immer mit der Epidermis fest verbunden. Durch Druck konnte man aus dem Querschnitte die radialen Eisplättchen hervorquetschen. Es kann also hier zu keiner Enthäutung noch sonstigen schädlichen Verwundung kommen. Beim Aufthauen tritt rasch der normale Zustand wieder vollständig ein.

Die physikalische Erklärung dieser Eisbildung haben SACHS[1]) und v. MOHL (l. c.) gegeben. Ersterer hat experimentell die Bedingungen derselben festgestellt. Als solche ergeben sich: eine mässige Kälte (— 3 bis 6° C.), bei welcher das Zellgewebe selbst noch nicht gefriert und mit Wasser imbibirt ist, und ein Schutz der Fläche, auf welcher das Eis sich bildet, vor zu starker Verdunstung. Diese Bedingungen sind auch bei der Eisbildung innerhalb lebendiger Pflanzentheile erfüllt. SACHS erklärt nun den Vorgang folgendermassen. Wenn die dünne Wasserschicht an der Oberfläche einer imbibirten (an Intercellularräume angrenzenden) Zellhaut gefriert, so wird eine neue Wasserschicht aus der letzteren an ihre Stelle treten und nun ihrerseits wieder erstarren, was so lange fortgeht als die Zellhaut nicht gefroren ist. In der That wachsen die Krystalle, wie die Beobachtung lehrt, an ihrer Basis. Wegen der thätig bleibenden Imbibitionskräfte der Membranen wird auch von entfernteren Stellen aus Wasser nach den Punkten, wo die Eisbildung zuerst begonnen hat, hingeleitet, so dass die letzteren zu Anziehungspunkten für das Wasser der Pflanze werden; ja die sehr mächtigen Eisablagerungen lassen sich hinreichend nur durch die Annahme erklären, dass während des Phänomens durch die Aufsaugung der Wurzeln nach und nach noch beträchtliche Wassermengen den Krystallisationspunkten zugeführt werden, wie von CASPARY und Anderen[2]) vor ihm bereits geltend gemacht worden ist. Daraus erklärt sich auch, dass der Genannte die Erscheinung nicht an Topfpflanzen beobachtete, offenbar weil hier durch die Kälte auch die Wurzelthätigkeit sistirt war.

[1]) Berichte der kgl. sächs. Ges. d. Wiss. 1860, pag. 1 ff.

[2]) Bot. Zeitg. 1854. pag. 686.

2. Krümmungen an Blättern und biegsamen krautartigen Stengeln sind beim Gefrieren der Pflanzen gewöhnliche Erscheinungen. Die der Stengel anlangend, giebt GÖPPERT[1]) an, dass nach einer Temperatur von — 5° C. im Frühlinge die büschelig wachsenden Stengel der Päonien, Delphinien, *Adonis*, Potentillen, *Diclytra* etc. excentrisch mit der Spitze nach der Erde gebogen, Raps und Kohl nur nickend, aber blühende wie nicht blühende Stengel von Liliaceen, wie Kaiserkronen und Hyacinthen, nicht gebogen, sondern platt auf den Boden gestreckt waren. Ich sah die Krümmungen sowol an Spätlingen bei den ersten Herbstfrösten, als auch bei Frühjahrsfrösten. Die meisten Stengel sind ähnlich wie im welken Zustande in ihrem oberen Theile in einem weiten Bogen umgekrümmt (*Silybum marianum, Sonchus oleraceus, Senecio vulgaris, Urtica urens, Mercurialis annua, Sinapis alba, Poterium Sanguisorba)*, nicht selten halbkreisförmig, so dass die Spitze gegen die Erde gekehrt ist. Andere zeigten, wie es hier ebenfalls beim Welken zu sehen ist, nur eine nickende Richtung des Blüthenstandes: so waren die Blüthenstiele nur im oberen Theile gekrümmt und die Köpfchen hängend bei *Calendula, Chrysanthemum Parthenium*, und bei *Euphorbia helioscopia* waren sowol der Hauptstengel als die Aeste des Blüthenstandes allemal nur dicht unter den Hüllen umgebogen. Auch die Blätter nehmen meistens eine ähnliche Richtung wie im welken Zustande an: sie sind im Allgemeinen abwärts gebogen. GÖPPERT[2]) erwähnt die schon von LINNÉ beobachtete Erscheinung, dass *Euphorbia Lathyris* beim Gefrieren die Blätter dicht am Stengel herabschlägt. Abwärtskrümmungen der Blätter nur mit ihrer Basis sah ich an den Wurzelblättern von *Allium victorialis*, die dadurch horizontal auf dem Boden hingestreckt waren, und bei *Sambucus nigra*, wo die Blätter nur in der Nähe des Blattpolsters sich herabgeschlagen hatten. Gewöhnlicher krümmt sich das Blatt in seiner ganzen Länge oder im grösseren Theile derselben abwärts; bei einigermaassen langgestielten ist es hauptsächlich der Blattstiel, z. B. bei *Malva sylvestris, Ficaria ranunculoides*, bei nicht oder kurzgestielten die Blattfläche, z. B. bei *Fritillaria imperialis*, bei *Euphorbia amygdaloides*, und bei den allermeisten dikotyledonen Kräutern. An diesen und an den Holzgewächsen, kommen zugleich oft mannigfache unregelmässige Verkrümmungen und Kräuselungen der Blattfläche vor, wobei jedoch vorherrschend die morphologische Oberseite convex wird. Oder die Blattfläche faltet sich zusammen, wie in der Knospe *(Malva)*.

Einen Versuch, diese Krümmungen zu erklären, findet man nur bei SACHS[3]) in der beiläufigen Bemerkung, dass wenn die Zusammenziehung des Gewebes in Folge des Wasserverlustes bei der Eisbildung — welche SACHS[4]) wirklich durch Messung nachgewiesen hat — auf verschiedenen Seiten eines Blattes oder Stengels in verschiedenem Grade erfolgt, Krümmungen eintreten müssen. Ich glaube, diese Erklärung genügt nicht, um das in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle stattfindende Umkrümmen nach unten begreifen zu können, besonders an nicht oder kaum bilateralen Organen, wie Internodien und vielen langen Blattstielen. Hier kann keine andere Vorstellung Platz greifen, als die, dass die Abwärtskrümmung Folge einer allgemeinen Erschlaffung der Gewebe ist in Folge der Entziehung des Wassers, welches auskrystallisirt. Starr wird das Organ erst dann, wenn so viel Eiskrystalle gebildet sind, dass sie zu ausgedehnteren Krusten sich vereinigt haben. Darum wird, wenn dieser Zustand inzwischen eintritt, oft nicht vollständig senkrecht hängende Richtung erreicht. Mit dieser Vorstellung steht im

---

1) Ber. d. schles. Gesellsch. f. vaterl. Cult. 30. März 1873. Citirt in Bot. Zeitg. 1873, pag. 366.

2) Wärme-Entwicklung in den Pflanzen, pag. 12.

3) Lehrb. der Botanik. 4. Aufl. pag. 703. Anmerk.

4) Ber. der kgl. sächs. Ges. d. Wiss. 1860. pag. 19.

Einklange, dass namentlich schwere Pflanzentheile, wie Blüthenköpfe und andere Inflorescenzen, laubreiche Stengelspitzen, grosse Blattflächen, die Krümmung am ausgeprägtesten zeigen, und zweitens vorzüglich der Umstand, dass die Krümmungen immer dort eintreten, wo am spätesten das Wachsthum erlischt, die Zellen noch am saftreichsten und dünnwandigsten sind, mithin an denselben Theilen, welche auch beim Welkwerden zuerst und am stärksten sich krümmen, wie oben hervorgehoben wurde. Während so viele der Frostkrümmungen augenscheinlich sowol in der Form der Erscheinung als auch ursächlich mit dem Welken zu vergleichen sind, tritt doch unzweifelhaft in anderen Fällen der von SACHS bezeichnete Faktor als wirksam ein, den man vielleicht genauer als Veränderungen der Gewebespannungen bezeichnen kann. Denn wenn an verschiedenen Seiten eines Organes den Geweben in verschiedenem Grade Wasser entzogen wird, so müssen, da ja das Gewebe selbst nicht gefroren und noch von einem Theile des Saftes imbibirt ist, die Gewebespannungen durch Krümmungen sich äussern. Da in vielen Blättern die Eisbildung besonders an der morphologischen Unterseite stattfindet, so wird in der That der stärkere Wasserverlust dieser Seite zu den für diese Organe charakteristischen convexen Krümmungen der Oberseite beitragen müssen. Und unzweifelhaft giebt dieser Vorgang allein den Ausschlag bei solchen Richtungsänderungen, welche in keiner Beziehung zur Schwerewirkung stehen. Als solche hebe ich nur hervor die schlängeligen Krümmungen, die man bisweilen an gefrorenen langen Blüthenstielen sehen kann, und besonders die Erscheinung, die ich bei demselben Herbstfroste, bei welchem ich die anderen Beobachtungen machte, an einem noch belaubten Strauche von *Ptelea trifoliata* bemerkte. An den ziemlich aufrechten Zweigen hatten die Blätter ihre Foliola lediglich durch Krümmungen der Gelenke in sehr verschiedene Stellungen gebracht: an der Mehrzahl waren die Blättchen nach oben zusammengeschlagen, so dass die morphologische Oberseite der Gelenke sich verkürzt hatte; dabei waren die 3 Blättchen bald mehr gegen die Basis des Blattes hin gewendet, bald mehr in einer die Basis fliehenden Richtung einander genähert; manche Blätter jedoch zeigten die Foliola nach unten geschlagen, also die Unterseite der Gelenke verkürzt. Zur Verticale aber standen diese Bewegungen in gar keiner gesetzmässigen Beziehung.

Bei starken Frösten hat man auch eine Senkung der Baumäste beobachtet, am auffallendsten an Linden. CASPARY[1]), welcher von 10 Baumarten ungefähr zollstarke oder schwächere Aeste in dieser Beziehung untersuchte, kommt zu dem Schlusse, dass gewisse Baumarten ihre Aeste bei Kälte senken, andere erheben, beim Weichen des Frostes nahezu wieder in die ursprüngliche Lage zurückkehren. Da CASPARY aber von jeder Baumart meist nur einen einzigen Ast untersuchte und da er bei allen Bäumen auch noch Veränderungen der Richtung nach der Seite hin bemerkte, so dürfte sich die Erscheinung bei weiter ausgedehnten Untersuchungen überhaupt in anderer Weise darstellen und die Vermuthung an Raum gewinnen, dass diese noch unaufgeklärte Erscheinung mit unter dieselben Gesichtspunkte zu bringen sei, wie die Richtungsänderungen der vorher besprochenen weniger holzigen Pflanzentheile.

3. Farbenänderungen beim Gefrieren treten hauptsächlich an grünen Blättern ein. Ausgeschlossen bleiben jedoch hier die an wintergrünen Pflanzen normal in der kalten Jahreszeit sich zeigenden Verfärbungen. Auch dürfen nicht diejenigen Farbenänderungen hiermit verwechselt werden, welche schon eine Folge des Todes der Zellen sind, der häufig beim Wiederaufthauen eintritt; vielmehr sind hier nur diejenigen gemeint, welche, sobald die Wärme wiederkehrt, verschwinden und der normalen Färbung weichen. Als solche habe ich folgende bemerkt. Zunächst, dass das vorher undurchsichtige Gewebe mehr oder minder glasartig durchscheinend wird, besonders bei einigermaassen saftigen Theilen, wie es schon GÖPPERT[2]) angiebt; es zeigt sich am vollkommensten dann, wenn das Organ bei starken Kältegraden durch und durch zu Eis erstarrt. Bei langsam eintretendem schwachen Froste, wo nur intercellulare Eisbildung stattfindet,

---

[1]) Report of the International Horticultural Exhibition and Botanical Congress. London 1866, pag. 99.

[2]) Wärme-Entwicklung, pag. 9.

erscheinen mehr oder minder deutlich blassgrüne bis weissliche Flecken in dem dunkelgrünen Colorit des übrigen Theiles. Jene sind veranlasst durch die gebildeten Eiskrusten, indem diese die Epidermis abheben, und die zwischen den Eiskrystallen enthaltene Luft das helle Aussehen bedingt. Die übrigen Stellen erscheinen dunkelgrün, weil sie nur aus saftärmer gewordenem und mehr zusammengezogenem Gewebe bestehen. Darum ist diese Zeichnung bei Dikotyledonen oft allein an der Unterseite des Blattes vorhanden und auf das Deutlichste durch die Nervatur bedingt, indem die Adern dunkelgrün, die nur aus Schwammparenchym gebildeten Felder weisslich erscheinen (Wurzelblätter von *Borago officinalis*, *Dipsacus Fullonum*). Bei vielen anderen Dikotyledonen aber treten die Flecken auf beiden Blattseiten und in regelloser Vertheilung und Grösse auf, wie ich es z. B. an *Sinapis alba* sehr ausgeprägt sah. Auch viele Monokotyledonen-Blätter zeigen oft an beiden Seiten weissliche Flecken oder Streifen. Wenn die Pflanzen in's Warme gebracht werden, so verschwinden diese Zeichnungen fast augenblicklich wieder. Im gefrorenen Zustande finde ich die grünen Zellen nicht weiter verändert als dass sie sammt Inhalt stark geschrumpft sind, und dass auch die normale Anordnung der Chlorophyllkörner, oft nachdem sie schon durch Apostrophe (s. oben pag. 338) ihre Stellung verändert haben, gestört ist, oft ein Zusammenhäufen der Chlorophyllkörner zu Klumpen stattgefunden hat, aber ohne sonstige Veränderung. Beim Einbringen in die Wärme begeben sich dieselben schnell wieder in die normale Lage. An den violetten Blüthen von *Antirhinum Orontium* und den gelben von *Calendula* sah ich während des Frostes keine Farbenänderung.

II. Veränderungen beim Aufthauen gefrorener Pflanzentheile.

In dieser Beziehung stellt sich ein wesentlicher Unterschied heraus, je nachdem die Pflanze den gefrorenen Zustand überlebt oder nicht. Im ersten Falle wird das intercellular gebildete Eis beim Aufthauen sogleich durch die Imbibitionskräfte der Zellmembranen und des Protoplasma von den Zellen wieder aufgenommen, welche dadurch ihren normalen Turgor nebst allen Eigenschaften des frischen Zustandes annehmen, während die Eisklüfte wieder auf die gewöhnliche Weite der Intercellularen sich zusammenziehen. Gleichzeitig nehmen die Blätter wieder ihr gewöhnliches Colorit an und alle Theile erlangen ungefähr ihre vorige Richtung und Form wieder. Wenn aber der Pflanzentheil nach dem Aufthauen sich getödtet erweist, so sind auffallende Veränderungen gegen früher zu bemerken. Dieselben zeigen je nach den Pflanzenarten und nach der Beschaffenheit des Pflanzentheiles viele Mannigfaltigkeiten, stimmen aber alle in folgenden Momenten überein, welche die allgemeinen Symptome des Todes sind und auch denen gleichen die nach Tödtung durch Hitze (s. oben) eintreten. Beim Tode durch Erfrieren hört die Turgescenz der Zellhaut auf; diese wird schlaff, hält das Imbibitionswasser nicht mehr fest, lässt es in die Intercellulargänge austreten und rasch verdunsten; das Protoplasma ist desorganisirt, mehr oder minder zusammengeschrumpft, es hat keinen Widerstand mehr gegen den Zellsaft und die in ihm gelösten Stoffe, lässt diesen durch sich hindurchfiltriren und die gelösten Stoffe sich mit einander mengen, giebt auch den Farbstoff ab, wenn solcher im Zellsaft gelöst war, sobald man den Pflanzentheil in's Wasser legt[1]); die Chlorophyllkörner

[1]) SACHS in Ber. d. kgl. sächs. Ges. d. Wiss. 1860, pag. 25—39.

bekommen Vacuolen oder schrumpfen bisweilen unter Formverzerrung[1]) zusammen und werden mit dem sich contrahirenden Protoplasma mehr oder weniger in Klumpen zusammengehäuft. Dagegen ist von einer Sprengung der Zellen, von einer Zerreissung der Zellmembranen (den von CASPARI angegebenen Fall, wo Cambiumzellen beim Gefrieren durchrissen werden sollen, ausgenommen) auch in erfrorenen Pflanzentheilen nichts zu bemerken. In den angegebenen Veränderungen finden alle besonderen Erscheinungen ihre Erklärung, die an verschiedenen Pflanzentheilen beim Tode durch Erfrieren und bei partiellen Frostbeschädigungen wahrgenommen werden. Alle auch nur einigermaassen saftigen Pflanzentheile sind sofort nach dem Aufthauen in hohem Grade schlaff und welk und haben, wegen der Erfüllung der Intercellulargänge mit Flüssigkeit, eine eigenthümliche, durchsichtige, wie gekochte Beschaffenheit; sie sind so weich, dass sie, zumal voluminöse Theile, wie Rüben, Kartoffelknollen, durch geringen Druck den Saft aus sich wie aus einem Schwamm auspressen lassen. Befinden sich die Blätter an der Luft, so verlieren sie durch Verdunstung ihr Wasser ungemein rasch und sind bald ganz dürr. Gewöhnlich übt auch der Chemismus, so lange das erfrorene Blatt noch Saft enthält, rasch seine Wirkung aus: durch den Sauerstoff der Luft tritt eine Art Humificationsprozess ein, welcher das Protoplasma oder die Zellhaut braun färbt; daher werden die Blätter gewöhnlich braun oder schwärzlich. Auch die farbigen Blüthentheile, besonders die weissen, röthlichen und gelben werden mehr oder weniger gebräunt. Wenn aber das Blatt sehr schnell trocken wird, noch ehe der Chemismus seine Wirkung äussern kann, so bekommt es keine anderen Farben, sondern nimmt nur das Fahlgrün des trockenen Heues oder Laubes an. Besonders gilt dies von den wenig saftigen Blättern; diese sind gleich beim Aufthauen dürr und sehen aus wie gut getrocknete Herbarienexemplare. Das Fahlgrün ist nur durch den trockenen Zustand bedingt; denn wenn man solche Theile befeuchtet, werden sie wieder reiner grün. Nur dadurch wird in diesem Falle das Colorit bisweilen etwas missfarbiger, dass die bei der Eisbildung abgehobene Epidermis als dürres Häutchen lose über dem Mesophyll ausgespannt bleibt und dadurch ein eigenthümliches optisches Verhalten zeigt; entfernt man die Epidermis, so zeigt sich darunter das Mesophyll ebenso freudig grün, wie jegliches frisch getrocknete Chlorophyll, und in den Zellen erkennt man einen gleichmässig grünen unregelmässigen Klumpen, zu welchem die Chlorophyllkörner zusammengetrocknet sind. Dies beobachtete ich an verschiedenen erfrorenen Pflanzen mehrere Tage nach dem ersten Froste, binnen welcher Zeit die Kälte bis auf — 10° C. gekommen war. Selbst in den feucht gebliebenen und durch das Erfrieren gebräunten Blättern von *Borago officinalis* fand ich nach derselben Zeit innerhalb des bräunlichen Protoplasma ziemlich deutlich die noch grünen Chlorophyllkörner. Früher oder später werden sie aber hier durch den chemischen Prozess zerstört, und es mag hierbei auch bisweilen die von WIESNER[2]) geltend gemachte Zerstörung des Chlorophylls durch in den Zellsäften aufgelöste organische Säuern und dergl. stattfinden, da das getödtete Protoplasma die Undurchlässigkeit für jene Substanzen verloren hat und letztere mit dem Chlorophyll in Berührung kommen, wie z. B. beim Sauerklee, dessen Blätter beim Aufthauen sogleich braun werden. Trocknet das aufgethaute erfrorene Blatt sehr schnell, so können die beim Gefrieren auftretenden, sonst in der Wärme sogleich verschwindenden

[1]) Vergl. auch G. HABERLANDT, Ueber den Einfluss des Frostes auf die Chlorophyllkörner. Oesterr. Bot. Zeitschr. 1876. Heft 8.

[2]) Die natürlichen Einrichtungen zum Schutze des Chlorophylls. Wien 1876. pag. 6.

weisslichen Flecken fixirt werden, wie ich es an *Sinapis alba* bemerkte. Es bleibt dann nämlich an diesen Stellen, nachdem die daselbst vorhanden gewesenen Eiskrusten gethaut und verdunstet sind, eine dünne Luftschicht zwischen der Epidermis und dem Mesophyll, sowie zwischen den äusseren Mesophyllzellen selbst eingeschlossen; in dem dunkelgrünen übrigen Theile des Blattes ist das ganze Mesophyll sammt den beiden Epidermen zu einer luftleeren, zusammenhängenden, festen Masse zusammengetrocknet, die nur aus den Zellmembranen und den festen grünen Inhaltsmassen der Zellen ohne Saft besteht. Schliesslich ist noch der Blaufärbung zu gedenken, welche die weissen oder gelben Blüthen und selbst die grünen Theile der Orchideengattungen *Phajus* und *Calanthe* wie überhaupt bei jedem Tode so auch beim Erfrieren annehmen[1]) und welche auf der durch Einwirkung des Sauerstoffes bewirkten Bildung von Indigo beruht, welcher in den lebenden Zellen nicht als solcher, sondern als farbloses Indican enthalten ist[2]).

Die Richtungsveränderungen, welche beim Gefrieren eintreten, bleiben nicht nur beim Tode durch Erfrieren, sondern nehmen zu, indem das Verwelken und Vertrocknen der Theile schnell den höchsten Grad erreicht. Voluminöse, saftreiche Organe dagegen gehen, besonders in feuchter Umgebung, nach dem Erfrieren ebenso wie nach dem Tode aus anderen Ursachen, allmählich in Fäulniss über, weil das in den todten Geweben lange zurückgehaltene Wasser die Zersetzung der organischen Verbindung ermöglicht. Durch diesen Prozess werden früher oder später die erfrorenen Zwiebeln, Knollen, Rüben, Wurzeln u. dergl. zerstört.

Ursache des Todes durch Erfrieren. Die ältere Ansicht, nach welcher beim Gefrieren die Gefässe und Zellen der Pflanzen zersprengt werden, ist sowol durch theoretische Gründe, als auch durch direkte Untersuchung und Beobachtung widerlegt[3]). GÖPPERT sieht die Ursache des Todes darin, dass durch die niedere Temperatur an sich die Lebenskraft in der Zelle vernichtet wird und glaubt, dass es hauptsächlich auf die Energie derselben und auf den verschiedenen Vitalitäts-Zustand der Pflanze ankommt, ob dieselbe den Frost erträgt oder ihm erliegt. Diese Ansicht schliesst nothwendig die Annahme ein, dass der Tod beim Erfrieren schon während des Gefrierens, durch direkte Wirkung der Kälte, nicht erst beim Aufthauen oder in Folge des Aufthauens eintritt. GÖPPERT[4]) führt als Beweis hierfür das oben erwähnte Blauwerden der Orchideenblüthen beim Erfrieren an, welches er schon während des Gefrierens beobachtet haben will. PRILLIEUX[5]) aber bestreitet dies; er zeigte, dass diese Blüthen auch im vollständig gefrorenen Zustande noch unverändert sind und erst im Momente des Aufthauens die Farbenwandlung erleiden. GÖPPERT's Ansicht steht diejenige von SACHS[6]) gegenüber, welcher den Eintritt des Todes in den Moment des Aufthauens verlegt und die Todesursache in einem raschen Aufthauen findet, während langsames die Zellen nicht tödtet. Diese Ansicht steht nicht nur im Einklange mit vielen Erfahrungen im Grossen, nach denen unter gleichen Verhältnissen

1) Vergl. GÖPPERT, Bot. Zeitg. 1871. No. 24, und PRILLIEUX, Bull. soc. bot. de France, 1872. pag. 152.

2) Eine Beschreibung des Aussehens, besonders der Farbenänderungen erfrorener Pflanzen nach Familien und Gattungen hat GÖPPERT (Wärme-Entwicklung, pag. 16 ff. und wiederum in den Sitzungsber. d. schles. Ges. für vaterl. Cultur, 14. Dec. 1874, referirt in Bot. Zeitg. 1875, pag. 610) gegeben. Ich muss darauf verweisen, da ich in der obigen Darstellung die Farbenänderungen nur soweit zusammengestellt habe, als ich für dieselben bestimmte innere Veränderungen als Ursachen angeben konnte.

3) Vergl. besonders NÄGELI in Sitzungsber. d. k. bair. Ak. d. Wiss. 9. Febr. 1861.

4) Bot. Zeitg. 1871, Nr. 24.

5) Bull. soc. bot. de France. 1872. pag. 152.

6) Ber. d. kgl. sächs. Ges. d. W. zu Leipzig. 1860. pag. 22—42. — Experimentalphysiologie, pag. 58—61.

ein plötzlicher Eintritt höherer Temperatur gefrorenen Pflanzentheilen viel schädlicher ist als eine langsame Erwärmung, und mit den günstigen Wirkungen der Frostschutzmittel, welche den plötzlichen Temperaturwechsel verhüten, sowie mit der Thatsache, dass saftreiche Theile weit mehr dem Erfrieren ausgesetzt sind als trocknere, in denen es zu einer Krystallisation von Flüssigkeit nicht kommen kann, sondern SACHS hat auch für bestimmte Fälle den exacten Beweis für die Richtigkeit dieser Annahme geliefert, indem er zeigte, dass ein und dasselbe gefrorene Gewebe (Stücke von Rüben und Kürbissen, Blätter verschiedener Kräuter) beim langsamen Aufthauen, nämlich beim Einlegen in Wasser von 0° u. dergl. lebensfrisch bleibt, dagegen desorganisirt wird wenn es, bei derselben Kälte gefroren, rasch aufthaut. Eine Erklärung der Thatsache lässt sich gegenwärtig nicht geben; um sie begreiflich zu machen, geht SACHS von der Vorstellung aus, dass die Moleküle der Zellhaut und des Protoplasmas und diejenigen des imbibirten Wassers beim Gefrieren sich trennen und in neue Lagen versetzt werden und dass wenn das Schmelzen der kleinen Eiskrystalle in der Zellhaut und im Protoplasma schnell geschieht, heftige Molekularbewegungen entstehen, welche die frühere Anordnung nicht wieder eintreten lassen[1]. Ungleich schwieriger dürfte es sein, eine Vorstellung zu gewinnen für den Fall, wo das Gewebe selbst nicht gefriert, nur intercellulare Eiskrusten gebildet werden. SACHS[2]) meint, beim langsamen Aufthauen schmelzen die Eiskrystalle an ihrer Basis, wo sie die Zelle berühren, und das flüssig werdende Wasser werde sogleich von der Zelle aufgesogen, die dadurch ihre ursprüngliche Beschaffenheit wieder erlange, beim schnellen Aufthauen laufe dagegen ein Theil des Wassers in die Zwischenräume des Gewebes, bevor es aufgesogen werden könne, und die ursprünglichen Verhältnisse können sich nicht wieder herstellen. Allein die Anfüllung der Intercellularen mit Saft ist erst die Folge des Verlustes des Turgors der Zellhaut, setzt den Tod der letzteren schon voraus. Hier müsste zuvörderst die noch nicht aufgeworfene Frage beantwortet werden, ob es bei dem Kältetode durch rasches Aufthauen darauf ankommt, ob die Gewebe selbst gefroren waren oder das Erstarren nur auf der Bildung intercellularer Eiskrusten bei nicht gefrorenen Geweben beruhte. Dass im ersteren Falle durch rasches Aufthauen die Theile getödtet, beim langsamen am Leben erhalten werden, ist durch SACHS' Versuche wohl als erwiesen zu betrachten. Was die zweite Frage anlangt, so habe ich viele krautartige Pflanzen, welche unter intercellularer Eisbildung erstarrt waren, rasch aus der Winterkälte ins geheizte Zimmer gebracht. Viele nahmen hier beim augenblicklichen Aufthauen ihre lebensfrische Beschaffenheit an; viele aber waren auch getödtet. Eine Entscheidung der soeben aufgeworfenen Frage ist damit zwar nicht gewonnen, aber wenigstens das dürfte daraus abzuleiten sein, dass da, wo nur eine intercellulare Eisbildung stattgefunden hat, die Möglichkeit vorhanden ist, dass auch bei raschem Aufthauen das Leben erhalten bleibt.

Aber auch die Frage ist noch keineswegs entschieden, ob nicht doch in gewissen Fällen die Pflanze schon dadurch, dass ihr Saft auskrystallisirt, getödtet werden könne, dass sie also doch schon im gefrorenen Zustande die Bedingung des Todes in sich trägt. Hier könnte an die häufigen Zerreissungen für das Leben wichtiger Gewebe bei der Eisbildung gedacht werden. Aber meistens beschränken sich dieselben auf locale Wunden, die für den ganzen Organismus oft ohne Gefahr sind. Aber ein anderer noch gar nicht genügend beachteter Umstand dürfte von grossem Einflusse auf gewisse Pflanzentheile beim Gefrieren sein: dass nämlich das zu Eis krystallisirende Wasser solchen Theilen entzogen wird, bei denen es eine Lebensbedingung ist, dass sie bis zu einem gewissen Grade mit Wasser imbibirt sind. Wenn man erwägt, wie grosse Massen von Wasser bei der Eisbildung den benachbarten Geweben entzogen werden und wie dabei die Zellen oft bedeutend geschrumpft erscheinen, so drängt sich die Vermuthung auf, dass dabei der Wassergehalt der Zellen unter das für sie zuträgliche Minimum sinken könne und dieselben daher beim Aufthauen ebenso wenig im Stande sind, wieder turgescent zu werden, als wenn sie z. B. durch Welken einen solchen Wasserverlust erlitten haben. Da nun auch das Eis verdunstet, so werden bei lange dauerndem gefrorenen Zustande, besonders in grossen dünnen Blättern, vielleicht sogar die gebildeten Eiskrystalle, da sie den Imbibitionskräften der Zellen entzogen sind, allmählich schwinden, so dass beim endlichen Erwärmen den Zellen das

---

[1]) Experimentalphysiologie, pag. 61.

[2]) Lehrb. der Botanik, 4. Aufl. pag. 704.

für sie nöthige Wasser nicht sogleich wieder zugeführt werden kann und sofortiges völliges Vertrocknen die Folge ist. Von dieser Art des Kältetodes, die also mit dem Aufthauen nicht zusammenhängt, habe ich mich mehrfach an Blättern, welche an und für sich wenig saftreich sind, überzeugen können, ich sah sie schon während des Frostes, wo saftreichere Theile glasig gefroren waren, dürr wie Heu. Auch möchte es kaum zweifelhaft sein, dass oft die Spitzen der Bäume und Sträucher wegen dieser Austrocknung, in die der dauernd gefrorene Zustand schliesslich übergeht, absterben, dass ihnen also das Gefrorensein selbst schon tödtlich ist[1]. Vielleicht beruht auch die von GÖPPERT[2] gemachte Beobachtung, dass wiederholtes Aufthauen und Gefrieren tödtete, während einmaliger Frost diese Folge nicht hatte, darauf, dass dabei endlich zu viel Wasser verloren geht, da es nicht wieder ersetzt wird.

III. Dauernd bleibende Frostschäden.

Wir stellen hier eine Anzahl krankhafter Zustände zusammen, welche oft an lebendigen Pflanzen im Sommer oder während längerer Dauer gefunden werden und auf die Einwirkung von Frühjahrsfrösten zurückzuführen sind.

1. **Dürre, missfarbige Blattflecken.** Die exponirtesten Stellen der jungen Blätter sich öffnender Knospen erfrieren oft für sich allein bei Frühjahrsfrösten, während der übrige Theil des Blattes nicht beschädigt wird und sich weiter ausbildet. Besonders an den zeitig ausschlagenden Holzpflanzen sind aus diesem Grunde oft die Blattspitzen der ersten ältesten Blätter der Triebe dürr, braun oder schwärzlich, ebenso am Wintergetreide die ältesten Blätter an der Spitze oder bis zur Mitte oder bis zur Blattscheide abgestorben, dürr, bleich oder bräunlich, im übrigen Theile gesund und grün; und Aehnliches zeigen auch die Blätter zeitiger Kräuter. Bei Pflanzen mit gefalteter Knospenlage bekommen oft die Blätter auf den erhabenen Falten zwischen den Nerven in einer Reihe stehende braune, trockene Stellen, endlich Löcher oder Spalten, die bis an den Rand gehen können.

So sah A. BRAUN[3] durch die Einwirkung des Frostes auf die noch gefalteten Blättchen von *Aesculus Hippocastanum* an denselben verschiedenartige fiederspaltige Bildungen eintreten. An *Acer campestre* und *platanoides* fand ich solche Beschädigungen in der Blattfläche zwischen den handförmigen Hauptrippen, also ebenfalls an den Stellen, wo das junge Blatt gefaltet ist, in allen Uebergängen von der blossen, durch graue Färbung angedeuteten Verderbniss der Oberhaut bis zu völlig dürren oder durchlöcherten Stellen, zugleich mit eben solchen Beschädigungen am Blattrande und anderen Stellen der Blattfläche, die es unzweifelhaft machten, dass es sich hier um Wirkungen des Frostes, nicht um Verwundungen durch den Wind oder andere Einflüsse handelte. Bei *Polygonum orientale*, wo die Lamina der jungen Blätter von beiden Rändern her eng eingerollt ist, werden durch den Frost die momentan auswendig befindlichen Theile der Rollen beschädigt; ich sah in Folge dessen später am übrigens gesunden und entfalteten Blatte in beiden Hälften der Blattfläche, stets gleichweit von der Mittelrippe, je einen bis zur Blattspitze laufenden Streifen brauner Flecken oder Löcher. Ueber die Meinung anderer Beobachter, welche alle diese Erscheinungen für Wirkung des Windes erklärten, ist das Kapitel über die Luftbewegungen zu vergleichen.

Auch vollkommen ausgebildete Blätter können durch Frost kleine, graue Flecken bekommen, an welchen die Epidermis abgestorben und vertrocknet, oft auch die Zellen des darunter liegenden Mesophylls zusammengeschrumpft sind und weite lufthaltige Lücken zwischen sich bilden; es sind die Stellen, wo beim Gefrieren Eisbildung stattfand und beim Aufthauen die Zellen getödtet wurden.

[1] Vergl. auch GÖPPERT, Wärmeentwicklung, pag. 60.
[2] l. c. pag. 131.
[3] Monatsber. d. Akad. d. Wiss. Berlin 18. Juli 1861.

Oft finden sich alle Uebergänge von solchen unbedeutenden Flecken bis zu ganz verdorbenen Blättern an ein- und derselben Pflanze.

Frostschäden an Stämmen und Zweigen der Holzpflanzen. Hierher würden zunächst gewisse Verzweigungsfehler zu rechnen sein, welche nach dem Erfrieren der diesjährigen jungen Triebe durch Maifröste ebenso eintreten wie nach Verstümmelung, d. h. es werden aus Knospen an der Basis des erfrorenen Sprosses Ersatztriebe gebildet, deren verschiedener morphologischer Charakter bereits oben erörtert worden ist.

Ferner hinterlässt der Frost auch oft im Innern der Stämme und Zweige gewisse Spuren. Der schwächste Grad derselben sind Bräunungen innerer Gewebe. Nach GÖPPERT's[1]) Beobachtungen an Obstbäumen, und nach denen HARTIG's[2]) an Nadelbäumen stellt sich als Folge der Tödtung des Gewebes durch Frost eine ringförmige Bräunung in der Markröhre und indem dieser zunächst liegenden Markstrahlgewebe ein. Dies ist nichts anderes als der gewöhnliche erste Grad der Zersetzungserscheinungen, wie sie sich im todten Holze zeigen (vergl. oben S. 402). Wenn sich die Veränderung weiter über die Markstrahlen verbreitet, ohne dass das Holz selbst sich färbt, so gehen vom gebräunten Ringe des Markes braune Streifen gegen die Rinde, und wo diese zahlreich vorhanden sind, bilden sich braune Stellen. Cambium, Bast und Rinde können dabei gesund bleiben; es bilden sich dann normale Jahresringe, und man findet nach Jahren beim Durchsägen des Stammes im Innern die aus dem Frostjahre herrührenden gebräunten Stellen, welche oft eine Hinneigung zu radialgestellter windmühlenflügelartiger Form, mit dem Mark im Centrum, nicht verkennen lassen. Keine Farbenänderung erzeugt der Frost nach GÖPPERT im Holze von *Rhus typhina, Corchorus japonicus, Coronilla Emerus, Robinia Pseudaccacia, Pinus Pinsapo.*

Bei stärkerem Froste aber werden häufig Cambium, Bast und Rinde auf mehr oder minder grossen Strecken getödtet. Der übrigens noch lebende Stamm oder Zweig behält dann diese todten Stellen lange. Es sind zunächst keine eigentlichen Wunden, indem die Rinde auf ihnen haftet; aber die Theile sind braun und trocken und lösen sich, früher oder später, von selbst von dem gebräunten Holzkörper ab. Dieses ist der Zustand, den man, wie oben (S. 402) schon erwähnt wurde, als Brand bei den Holzpflanzen kennt. Ebendort haben wir diese Veränderungen schon als Wundfäule bezeichnet und näher charakterisirt. Beim Steinobst tritt an solchen Stellen auch wol Gummifluss (S. 373) auf.

Nicht selten beschränkt sich diese tödtliche Wirkung auf einzelne Theile. Die Stämme zeigen die Frostwunden oft auf der Südseite, weil hier durch die Frühjahrssonne die Lebensthätigkeit zuerst erwacht und Fröste dann hier tödtlich werden[3]). Stämme und Aeste, die man schon durch den Frost getödtet wähnt, treiben oft später doch noch Blätter und Blüthen, nur in vermindeter Fülle. Doch kommt es auch vor, dass nachdem die noch erhalten gebliebenen Knospen getrieben haben, erst im Sommer die Blätter anfangen zu welken und der Baum eingeht oder erst nach mehrjährigem Siechthum abstirbt. Bleibt der Zweig am Leben, so ist er natürlich wieder im Besitze einer thätigen Cambiumschicht, aber im Holzkörper bleiben noch nach Jahren die Spuren der Kältewirkung sichtbar. Wenn nämlich Cambium und Rinde nicht im ganzen Umfange des Zweiges oder Stammes erfroren sind, so werden die abgestorbenen Partien von den Rändern

[1]) Wärmeentwicklung, pag. 31—34 und Folgen äusserer Verletzungen der Bäume, pag. 23—27.

[2]) Zersetzungserscheinungen des Holzes, pag. 65.

[3]) BREITWIESER, Beobachtungen über die Ursache des Brandes an unseren Obstbäumen (Pomolog. Monatshefte 1876. pag. 331).

aus durch Ueberwallungen bedeckt und man findet später auf dem Querschnitte etwas todten Splint und todte Rinde völlig von gesundem Holze überwachsen, aus dessen Jahresringen man das Jahr des strengen Winters richtig ausrechnen kann (BUFFON's und DUHAMEL's »verborgene Eisklüfte«, citirt bei GÖPPERT l. c. pag. 3). Man hat aber auch beobachtet, dass im ganzen Umfange eines durch Frost beschädigten Stammes eine neue Holzbildung eintrat, bei welcher man wieder aus der Zahl der Holzringe auf dasselbe Frostjahr schliessen konnte: der Holzkörper zeigte äusserlich einen Ring gesunden Splintes, dann vollkommenes Holz, darunter aber wieder einen zweiten Ring von Splint, der in Folge der Frostwirkung sich nicht weiter ausgebildet hatte, sondern leichter, zerbrechlicher und zarter als der gesunde war (»falscher Splint« BUFFON's und DUHAMEL's l. c.). Es fehlt vollständig an Untersuchungen darüber, wie bei diesem zweiten Falle, mit welchem wir wol die von DU PETIT THOUARS und CASPARY beobachteten Eisbildungen in der Cambiumschicht, von denen oben die Rede war, in Verbindung bringen müssen, die Cambiumschicht nach Aufhören des Frostes sich verhalten hat. Es kann nur vermuthet werden, dass sie trotz der Ablösung des Bastes vom Holze in ähnlicher Weise fortbildungsfähig geblieben ist, wie es beim vorsichtigen Abschälen der Rinde geschieht. Ebenso wenig ist etwas Näheres über das Wesen der Zersetzung des inneren Ringes von Splint bekannt.

Mit dem Namen Frostspalten, Frostrisse oder Eisklüfte bezeichnet man die seit langer Zeit bekannte Erscheinung, dass im Freien stehende Bäume in kalten Wintern der Länge nach oft bis auf's Mark gespalten werden. Nach den darüber angestellten Beobachtungen[1]) geschieht dies nur bei bedeutender Kälte, mindestens — 14°, und betrifft fast nur stärkere Stämme zwischen 18 Centim. und 1 Meter Dicke. Das Bersten soll mit einem starken Knall verbunden sein. Die Weite der Kluft des Frostrisses beträgt meistens mehrere Millimeter, seltener bis 4 Centim. Im Sommer schliessen sich die Frostspalten und beginnen durch Ueberwallungen zu heilen, brechen jedoch im folgenden Winter oft wieder auf, sobald starke Kälte eintritt. Die einmal entstandenen Frostrisse schliessen und öffnen sich auch mit dem Wechsel von Thauwetter und Frost, und die Weite des Spaltes ist der Kälte proportional; das Schliessen erfolgt aber viel langsamer als das Oeffnen. Durch CASPARY's Untersuchungen ist es hinreichend dargethan, dass die Frostspalten dadurch entstehen, dass das Holz durch den Frost in der Richtung des Umfanges sich stärker zusammenzieht, als in der Richtung des Radius; die Spalte entsteht da, wo der geringste Widerstand ist, also wo irgend eine schwache Stelle des Stammes (ein künstlicher Längsschnitt, eine Rindenverletzung, ein abgehauener Ast oder ein Astloch, eine Krebsbildung oder eine faule Stelle im Holze) der Spannung nachgiebt. Bei wiederholtem Aufspringen der durch Ueberwallung geschlossenen Frostspalten entstehen, weil sich jede nächste Jahresschicht der Ueberwallung über die frühere mit nach aussen gerichteter Convexität legt, leistenartige Hervorragungen, Frostleisten, welche bisweilen eine bedeutende Höhe erreichen und auf dem Querschnitte in der Mitte von dem Frostrisse durchzogen erscheinen. GÖPPERT[2]) hat dergleichen an verschiedenen Bäumen beschrieben.

Kleinere durch Kälte entstandene Risse, an deren Ueberwallungen sich das Aufspringen bei neuem Froste immer wiederholt, sollen nach einigen Beobachtern die Ursache des Frostkrebses sein. Das über diese Zersetzungserscheinung zu Sagende ist bereits oben (S. 405) mitgetheilt worden.

---

1) CASPARY, Bot. Zeitg. 1855, pag. 449—500, wo auch die ältere Literatur zu finden; ferner Bot. Zeitg. 1857, pag. 329—371.

2) Ueber die Folgen äusserer Verletzungen der Bäume. Breslau 1873, pag. 30—36.

IV. Tödtliche Kältegrade und verschiedene Empfindlichkeit der Pflanzen gegen Frost.

Hinsichtlich der niedrigsten Temperatur, welche die Pflanzen schadlos ertragen, ist noch nicht entschieden, ob schon Temperaturen nahe über 0° tödtlich sein können.

GÖPPERT[1]) giebt dies für verschiedene Pflanzen des Tropenklimas an, die schon beschädigt wurden, während die Temperatur nie unter Null sank, aber auch nicht über + 3° sich erhob. Aehnliche Beobachtungen theilt HARDY[2]) mit. SACHS[3]) wendet mit Recht ein, dass hier wegen der Kälte des Bodens (besonders bei in's Freie gestellten Topfpflanzen) die Wurzelthätigkeit soweit sistirt sein könnte, dass die Blätter verdarben. DE VRIES'[4]) Beobachtungen, welcher abgeschnittene Blätter von *Bixa Orellana* und *Crescentia* nur kurze Zeit in schmelzenden Schnee legte und keinen Schaden bemerkte, genügen zur Entscheidung nicht; GÖPPERT[5]) selbst constatirt, dass wenigstens einzelne tropische und substropische Pflanzen das Erstarren der Säfte zu Eis bei — 4°, und dann bei — 7° einige Stunden lang schadlos ertragen. Die Sache bedarf neuer Untersuchung.

Für alle nicht auf die heisse Zone beschränkten Arten dürften ausnahmslos erst Temperaturen unter dem Gefrierpunkt tödtlich sein. Dabei tritt aber eine ungleiche Empfindlichkeit der Pflanzen hervor, die in erster Linie unzweifelhaft mit Verschiedenheiten ihrer Organisation zusammenhängt, zweitens sich auch nach dem Klima des Vaterlandes der Pflanzen und selbst nach specifischen Unterschieden richtet, wovon der Grund vielleicht auch nur in Organisationsverschiedenheiten liegt. Es giebt einen Zustand, der die Pflanze gegen den Frost widerstandsfähig macht. Dieser besteht hauptsächlich, wenn nicht allein, in einem geringen Wassergehalt der Zellen. Man kann es als einen allgemein gültigen Satz hinstellen, dass Pflanzentheile mit saftreichen Geweben dem Froste am leichtesten erliegen, ihm aber um so besser widerstehen, je saftärmer, relativ trockner sie sind. Selbstverständlich gehört dazu, dass die Zelle in einem Zustande sich befindet, in welchem sie die hierzu taugliche Verarmung an Wasser überhaupt ertragen kann.

Für diesen Satz giebt es eine Menge Belege. Den geringsten Wassergehalt unter allen Pflanzentheilen haben reife lufttrockene Samen, und diese zeigen auch die grösste, vielleicht eine unbegrenzte Widerstandsfähigkeit gegen niedere Kältegrade, während sie im wasserhaltigen Zustande sehr leicht erfrieren[6]). Die Winterknospen unserer Gehölze haben sehr wasserarme Gewebe, im Holze der Stämme und Zweige ist im Winter die Saftleitung unterdrückt, und auch Rinde, Bast und die nicht thätige Cambiumschicht sind dann fast saftlos; von den wintergrünen Blättern gilt das nämliche. Alle diese Theile widerstehen auch den härtesten Wintern gut. Pflanzentheile dagegen, welche in Vegetation begriffen sind, sind saftreich oder haben wenigstens, wie die Zweige von Holzpflanzen, ein wasserreiches Gewebe (Cambiumschicht). Daher werden unsere einheimischen Kräuter, wenn sie spät entwickelt sind und noch in voller Vegetation vom Winter überrascht werden, durch starke Fröste getödtet. Auf diese Weise ist es auch zu erklären, dass Obstbäume und Weinstöcke nach kühlen Sommern und kurzen Herbsten, in denen die Pflanze den normalen Abschluss der Vegetation und die genügende Ausreifung des Holzes nicht erreichen kann, in diesen Theilen grösseren Kältegraden nicht zu trotzen vermögen, so dass das darausfolgende Missrathen des Obstes weniger durch allzu grosse Winterkälte als durch die Abnormität des vorausgegangenen Sommers und Herbstes verursacht ist. Vielleicht ist auch der

---

1) Wärmeentwicklung in den Pflanzen, pag. 43.
2) Bot. Zeitg. 1854, pag. 202.
3) Lehrb. d. Botanik. 4. Aufl. pag. 705.
4) Archives néerland. d. sc. exact. et nat. 1870, pag. 389.
5) Bot. Zeitg. 1874, pag. 43.
6) GÖPPERT, Wärmeentwicklung, pag. 48 ff.

Grund, dass Gehölze südlicher Länder in nördlicheren Gegenden im freien Lande nur unter Decke oder auch nicht einmal unter dieser durch den Winter zu bringen sind, nur in dem Umstande zu suchen, dass diese Pflanzen überhaupt nicht die vollständige Ausreifung und den winterlichen Ruhezustand in ihren Geweben erreichen, der zur Ertragung des nordischen Winters erforderlich ist. Etwas Aehnliches ist die Empfindlichkeit der Wurzeln gegen Kälte, selbst bei solchen Pflanzen, deren oberirdische Theile winterbeständig sind. H. v. MOHL[1]) hat gezeigt, dass die Baumwurzeln, durch den Boden gegen die Kälte geschützt, während des Winters nicht wie die oberirdischen Theile in Vegetationsruhe übergehen, sondern dass ihre Cambiumschicht bis zu Ende des Winters saftreich und in zellenbildender Thätigkeit bleibt; in Uebereinstimmung damit aber beobachtete er auch, dass die Wurzeln ausserhalb des Bodens durch Kältegrade getödtet wurden, denen die oberirdischen Theile leicht widerstehen (Eschen, Eichen etc. bei — 11 bis 13° R., Apfelbaumwurzeln schon bei 5° R.). Aehnlich verhalten sich unterirdische Theile krautartiger Pflanzen, wie Wurzeln, Wurzelstöcke und Zwiebeln, die nur durch den Schutz des Bodens und Schnee's sich erhalten, an der Luft aber schon von mässigen Kältegraden getödtet werden[2]). Hier findet wol auch Das seine befriedigende Erklärung, was GÖPPERT[3]) als eine Verzärtelung der Pflanzen in den Gewächshäusern bezeichnete, womit er das leichtere Erliegen derselben beim Froste im Sinne hatte. Es kann dies wol nur daher rühren, dass die Triebe in der feuchten Luft der Gewächshäuser saftreicher und zarter sind, und die höhere Temperatur sie nicht zu einem völligen Abschluss der Vegetation gelangen lässt. Jene Thatsache ist übrigens auch von HABERLAND[4]) constatirt worden; Weizen, Gerste, Wicken etc., die im Warmkasten bei 20—24° C. erzogen worden waren, erfroren bei —6° C., dieselben im Kalthause bei 10—12° C. gezogen, gingen erst bei — 9 bis — 12° C. zu Grunde.

Die ungleiche Widerstandsfähigkeit von Pflanzen verschiedener Klimate geht z. B. aus GÖPPERT's[2]) Aufzeichnungen hervor: Es gehen auf freiem Terrain, ohne Schutz von Bäumen etc. schon bei dem geringsten Froste viele unserer exotischen Sommergewächse sicher zu Grunde, und zwar bei — 1 bis 1,5° *Coleus Verschaffeltii;* bei — 1,5° erfrieren die Blätter von *Cucumis sativus, Cucurbita Pepo, Phaseolus nanus,* bei — 2° z. B. *Canna indica, Georgina variabilis;* bei — 2 bis 3° *Zea Mays, Chenopodium Quinoa, Solanum Lycopersicum, Tropaeolum majus, Ricinus communis;* bei — 4° *Atropa Belladonna, Phytolacca* etc. Dagegen ertragen viele unserer einheimischen Pflanzen, z. B. *Senecio vulgaris, Stellaria, Capsella bursa pastoris,* Wurzelblätter von *Brassica oleracea,* von *Dipsacus fullonum, Sempervivum-* und *Sedum-*Arten, selbst ohne Schneebedeckung — 10°, wie ich selbst beobachtet habe, und GÖPPERT hat solche und ähnliche noch bei — 15° nicht geschädigt gesehen, ja alpine Saxifragen ohne Schnee selbst — 20 bis 25° ertragen sehen.

Specifische Verschiedenheiten an Pflanzen desselben Klimas sind ebenfalls unverkennbar. Hier genügt es z. B. an die Esche und Eiche zu erinnern, deren Triebe schon bei denjenigen schwachen Maifrösten erfrieren, bei denen die neben ihnen stehenden anderen Gehölze, wie Haseln, Rüstern, *Prunus Padus* etc. noch nichts leiden.

Soweit sich für dieses verschiedenartige Verhalten der Pflanzen dem Froste gegenüber eine Erklärung geben lässt, ist dies im Vorstehenden angedeutet. Man kann nicht verkennen, dass die scheinbar grössere oder geringere Empfindlichkeit gegen den Frost in einigen Fällen sich deutlich nur als eine Folge des augenblicklichen Lebenszustandes des Pflanzentheiles darstellt, und sich mit dem Wechsel dieses Zustandes auch sogleich ändert. Man mag von verschiedener Empfindlichkeit der Pflanzenarten gegen den Frost reden, wenn man sich nur bewusst bleibt, dass die einzelnen Arten in sehr ungleichen Zuständen dem Froste ausgesetzt zu sein pflegen. Und wenn GÖPPERT den Satz aufstellt, dass es für jede Art und selbst für jedes Individuum ein bestimmtes Maass von Kältegraden gebe, dessen Ueberschreitung den Tod veranlasst, so kann dies auch nur in jenem Sinne eine Berechtigung haben. Aber absolut von einer verschiedenen Empfindlichkeit zu reden, würde man nur dann berechtigt sein, wenn man die zu

---

1) Bot. Zeitg. 1862. No. 39.
2) GÖPPERT, Sitzungsber. der schles. Ges. f. vaterl. Cultur, 14. Dec. 1874.
3) Wärmeentwicklung, pag. 63.
4) Centralbl. f. Agriculturchemie 1876. I. pag. 469.

vergleichenden Pflanzen erst auf gleiche Zustände (Vegetationsthätigkeit oder Vegetationsruhe, Vollsaftigkeit oder saftarmer Zustand etc.) gebracht hätte.

V. Frostschutzmittel.

Nach dem Vorhergehenden wird die schädliche Wirkung des Frostes auf die Pflanzen durch alles das verhindert oder beschränkt werden können, wodurch die Abkühlung der Pflanzen auf die niedrige Temperatur der Luft an kalten Wintertagen vermieden wird, und was das Aufthauen etwa durch Frost gefrorener Pflanzentheile bei plötzlich eintretender Erwärmung verlangsamt. Daher bestehen fast alle diese Mittel in einer Umgebung der Pflanze mit schlechten Wärmeleitern. Denn darauf beruht die bekannte vortheilhafte Wirkung gewisser natürlicher Frostschutzmittel, nämlich des Erdbodens selbst für die in ihm befindlichen Pflanzentheile, der Schneedecke, sowie des auf den Pflanzen sich ansetzenden Reifes. Die künstlichen Frostschutzmittel erklären sich in ihrer Wirkung alle leicht als schlechte Wärmeleiter; so das Bedecken und Einschlagen empfindlicher Freilandpflanzen in Stroh, Schilf, Moos, Laub, Decken etc., das Aufbewahren der Kartoffeln, Rüben, Aepfel u. dgl. in Haufen geschichtet (während einzeln liegende Kartoffeln etc. leicht erfrieren, indem sie an allen Temperaturschwankungen der Luft Theil nehmen), das Anzünden von Rauchfeuern in den Weinbergen wenn Frostnächte zu erwarten sind, das Bebrausen im Freien wachsender Pflanzen mit Wasser am Morgen nach einem Nachtfroste um auf ihnen künstlichen Reif oder Thau zu erzeugen.

C. Störung der Lebensprozesse in Folge der Ueberschreitung der Temperaturgrenzen.

Wie die Pflanzenphysiologie lehrt, giebt es für gewisse Lebenserscheinungen eine untere und eine obere Temperaturgrenze, d. h. die Pflanze übt die betreffende Function nicht mehr aus, wenn die Temperatur jenseits einer dieser beiden Grenzen sich hält. Dem Leben an und für sich sind in der Regel diese Temperaturgrade nicht nachtheilig, sie sind nicht tödtlich. Es treten mithin krankhafte Zustände ein, die in dem Unterbleiben der betreffenden Lebensfunction bestehen, und so lange dauern, bis die Temperatur wieder in jene Grenzen zurückgekehrt ist. Zwischen den beiden Temperaturgrenzen giebt es ein Optimum, d. h. einen bestimmten Wärmegrad, welcher für den betreffenden Lebensact am günstigsten ist; und je weiter die herrschende Temperatur von jenem Grade entfernt ist, je mehr sie sich einer der beiden Temperaturgrenzen nähert, in desto schwächerem Grade findet der Prozess statt, so dass auch innerhalb der Grenzen die Temperaturverhältnisse einen schädlichen Einfluss geltend machen können. Indem wir die eigentliche Erörterung des Gegenstandes der Physiologie überlassen müssen, heben wir hier nur kurz die ausgeprägten pathologischen Erscheinungen hervor, welche in dieses Gebiet gehören.

I. Das Wachsthum. Die allbekannte und überall schon der oberflächlichen Wahrnehmung sich aufdrängende Thatsache, dass das Wachsthum der Pflanzen bei niedriger Temperatur stockt und zurückbleibt, bei grösserer Wärme rüstig fortschreitet, ist erst seit den Untersuchungen von Sachs zu einem wissenschaftlichen Anforderungen genügenden, in Zahlen fassbaren Ausdruck gebracht worden. Diese Angaben beziehen sich meist auf das genauen Messungen am besten zugängliche Längenwachsthum der Wurzeln. Die oberste Temperaturgrenze liegt für verschiedene unserer Feldfrüchte etwas oberhalb + 30° R. Die untere für

weisse Lupinen bei + 6° R., für Erbsen bei 5,4°, für Weizen bei 6°, für Mais bei 7,7°. Als Optimum hat sich bezüglich der Wurzeln ergeben für Mais + 27,2° R. für Weizen und Gerste 22,8°, für Feuerbohnen 21°, für weisse Lupinen 22,4°, für Saubohnen 21,3°, bezüglich der Stengel der Keimpflanzen für Mais, Weizen und Feuerbohnen + 27,2° R., für Erbsen 21,0° R.

Unter Optimum der Wachsthumstemperatur ist also bei diesen Untersuchungen derjenige Grad verstanden, bei welchem die stärkste Streckung der in die Länge wachsenden Organe stattfindet. Allein dieser muss nicht nothwendig auch der für die Gesundheit der Pflanze zuträglichste sein; die stärkste durch Wärme erzielbare Streckung von Pflanzentheilen darf nicht allgemein, vielleicht überhaupt nirgends als normaler Wachsthumsprozess gelten, ebenso wenig als die ungewöhnlich starke Streckung beim Etioliren im Dunkeln. Vielmehr müsste bei der Abhängigkeit des Wachsthums von der Temperatur das relative Quantum der gebildeten Cellulose und im Zusammenhange damit die Zahl der erzeugten Zellen, die Dicke der Zellmembranen, die Ausbildung aller Gewebe, welche zur Festigkeit der Pflanze beiträgt, berücksichtigt werden.

In dieser Beziehung lassen die Versuche von BIALOBLOCKI[1]) wenigstens das sicher erkennen, dass das durch Temperatur erzielte stärkste Wachsthum und die schnellste Entwicklung schon mit krankhaften Zuständen verbunden sind. Der Boden, in welchem Roggen, Gerste und Weizen sich entwickelten, wurde in verschiedenen constanten Temperaturen erhalten. Bei + 10° C. waren die Wurzeln von normaler Beschaffenheit, stark und mit wenigen Zweigen; bei höheren Temperaturen bestanden sie aus immer dünneren und reicher verzweigten Fäden, so dass sie bei 30° schon ein filzartiges Aussehen hatten; bei 40° aber waren sie nur noch in der oberen Bodenschicht in Form eines Klümpchens filzartig zusammengewickelter Fäden gebildet. Die oberirdischen Theile dieser Pflanzen zeigten bei + 10° zwar eine Verlangsamung der Entwicklung, aber sie waren am kräftigsten gebaut, mit mehreren Trieben bestockt und hatten dicke Halme, kurze, breite und dickfleischige Blätter. Je höher die Temperatur, desto beschleunigter war bis + 30° die Entwicklung und desto länger und schmäler die Blätter und desto dünner die Stengel; bei 30° hatten die Pflanzen daher schon ein schwächliches kränkliches Ansehen, wiewol auch da noch wohlgebildete Aehren erzeugt wurden. Bei 40° aber war nach Verlauf einer gleich langen Zeit die Entwicklung entschieden zurückgeblieben und die Pflanzen abnorm gebildet: die Blätter übermässig lang und schmal, die Halme kurz und dünn, und die etwa gebildeten fadendünnen Seitentriebe starben bald wieder ab; die Aehren waren dürftig, kaum blühend. Nach der Berechnung der Trockensubstanz und Asche war die Production bei 20° am grössten, geringer bei 30°, während die bei 40° bedeutend zurückstand (die bei 10° cultivirten Pflanzen hatten zur nämlichen Zeit wegen der Verlangsamung des Wachsthums ihre Entwicklung noch nicht erreicht; ihre Produktion würde schliesslich der bei 20° erreichten mindestens gleich gewesen sein). Wiewol bei diesen Versuchen die unmittelbare Einwirkung der Temperatur auf das Wachsthum nicht ungetrübt erkennbar ist, sondern auch Einwirkungen auf die wasseraufsaugende Thätigkeit der Wurzeln und auf andere Lebensprocesse im Spiele sind, so machen sie es doch höchst wahrscheinlich, dass diejenige Temperatur, welche für die cellulosebildende Kraft der Pflanze am günstigsten ist und die kräftigste Ausbildung der Theile, die grösste Festigkeit der Gewebe erzeugt, niedriger liegt als diejenige, bei welcher die Streckung der im Längenwachsthum begriffenen Organe am meisten beschleunigt ist, und dass also diese letztere Temperatur für die Pflanze schon von krankhaftem Einfluss ist.

II. Die Wurzelthätigkeit, d. h. die Wassernahme durch die Wurzeln, ist ebenfalls von der Temperatur abhängig. Nach SACHS[2]) nehmen Tabak- und Kürbispflanzen aus einem feuchten Boden, wenn derselbe nur + 3 bis 5° C.

---

[1]) Ueber den Einfluss der Bodenwärme auf die Entwicklung einiger Culturpflanzen. Dissertation, Leipzig.

[2]) Bot. Zeitg. 1860, pag. 124.

warm ist, schon nicht mehr so viel Wasser auf, um einen schwachen Verdunstungsverlust zu ersetzen, und werden welk, während die der kälteren gemässigten Zone angepassten Gewächse, wie *Brassica Napus* und *oleracea* auch aus einem 0° C. kalten Boden noch genügend Wasser aufnehmen, um einen mässigen Verdunstungsverlust zu decken. Tritt Welken aus jenem Grunde ein, so hilft selbstverständlich Begiessen nichts, wol aber können durch geeignete Erwärmung der Erde die Pflanzen sich wieder erholen.

Nach den Beobachtungen EBERMAYER's[1]) ist die Schütte der jungen Kiefern eine hierher gehörige Krankheit. Sie tritt besonders an 2- bis 5-jährigen Sämlingen im zeitigen Frühjahre auf. Die Nadeln werden schnell braun oder rothbraun und dürr und fallen ab; die Pflanzen gehen in Folge dessen ein oder erholen sich erst nach längerer Zeit wieder. Die Schütte würde darnach die Folge einer durch die warme Frühjahrssonne in den Nadeln angeregten Verdunstung sein, während gleichzeitig die Wurzeln in dem noch kalten Boden keine genügende wasseraufsaugende Thätigkeit ausüben, so dass die Pflanzen, die noch nicht im Besitze eines sehr entwickelten Holzkörpers sind, also selbst wenig Wasser enthalten, alsbald den Nadeln keine genügende Feuchtigkeit mehr zuführen können. EBERMAYER fand, wenn die Schütte sich zeigt, die Temperatur des Bodens bis zu 1,3 Meter Tiefe meist noch nicht + 4° R., während die Lufttemperatur im Schatten nicht selten auf 20° steigt. Dafür sprechen auch die anderen Umstände, unter denen EBERMAYER das Auftreten der Krankheit beobachtete. Sie zeigt sich besonders, wenn die Tage warm, die Nächte kalt sind; häufiger in der Ebene als in den Gebirgen, und besonders stark an den Süd- und Westseiten der Berge, fast nie an den Nordabhängen; ferner in freien Lagen besonders stark, dagegen nicht dort, wo benachbarter Waldbestand etc. gegen die Mittagssonne schützt, oder wenn die Pflanzen mit Reisig u. dergl. bedeckt sind, oder unter hohen Gräsern oder Sträuchern wachsen, wodurch die Insolation abgehalten wird. Auch ist lange liegenbleibender Schnee, warmer Regen und jede Behandlung des Bodens, welche die Durchwärmung desselben erleichtert, ein Schutzmittel gegen die Schütte. Neuerdings glaubt HOLZNER[1]) gegen EBERMAYER die Ursache der Krankheit in einer direkten Frostwirkung suchen zu müssen. Zuzugeben ist freilich, dass die bezeichneten Umstände, welche die Schütte verhüten, solche sind, die zugleich vor Wärmeausstrahlung, vor Erfrieren der Pflanzen schützen. Aber man findet nicht, dass die EBERMEYER'sche Erklärung entkräftet ist. Ein Beweis ist freilich dort wie hier nicht erbracht. Auch bestreitet ja Niemand, dass Kiefern oder einzelne Aeste derselben erfrieren könnnen und die Nadeln dadurch absterben, roth werden und abfallen, und wenn man das auch Schütte nennen will, so ist selbstverständlich Frostbeschädigung mit zu den Ursachen zu rechnen.

III. Zur Ergrünung der Chlorophyllkörner ist nicht nur das Licht, sondern auch eine gewisse Temperatur erforderlich. Die untere Temperaturgrenze liegt nach SACHS[2]) für *Phaseolus multiflorus, Zea Mais* und *Brassica Napus* oberhalb + 6° C., bei *Pinus Pinea* zwischen + 7 und 11° C., die obere für die genannten Pflanzen etwas oberhalb + 33° C., für *Allium cepa* oberhalb + 36° C. Wenn daher die Pflanzen dauernd in solchen Temperaturen sich befinden und dabei sich noch zu entwickeln vermögen, so bleiben die neugebildeten Blätter gelb, wie beim Etioliren im Dunkeln.

Das Unterbleiben der Chlorophyllbildung in zu stark erwärmten Glashäusern wurde schon von DECANDOLLE[3]) beobachtet und »falsches Etiolement« genannt. Andererseits sind in kühlen Frühjahren derartige Erscheinungen an Kräutern wie an Holzpflanzen hin und wieder zu beobachten. Auch in den Alpen sah ich unmittelbar am Rande des Firns *Soldanella*, die eben erst vom Schnee frei geworden war und ihre Blätter aus der Knospe entfaltet hatte, etiolirt. Dagegen

[1]) Die physik. Einwirkungen des Waldes etc. (Resultate d. forst. Versuchsstat. in Bayern Aschaffenb. 1873. I.) u. Beobachtungen über die Schütte der Kiefern. Freising 1877. Vgl. JUST, bot. Jahresber. für 1877, pag. 856.

[2]) Experimentalphysiologie, pag. 55.

[3]) Physiologie végétale. III. pag. 1114.

muss wol der winterlichen Algenvegetation der nordischen Meere die Fähigkeit bei 0° Chlorophyll zu bilden, zuerkannt werden.[1])

An zeitigen Frühjahrspflanzen (wie *Leucojum, Galanthus, Allium ursinum, Arum maculatum, Colchicum speciosum, Tulipa turcica, Ornithogalum pyramidale, Agraphis patula)* sind die jungen aus der Erde kommenden Blätter bei kühler Temperatur nahe der Spitze in mehr oder minder grossen Strecken gelb oder weiss gefärbt und oft noch von einigen grünen Streifen durchzogen. Wenn inzwischen die Temperatur wieder gestiegen ist, kommt der übrige Theil des Blattes grün zum Vorschein. Auch ist gewiss, dass dann oft das Gelb in Grün sich verwandelt, also mit Eintritt ihrer Bedingung die Chlorophyllbildung nachgeholt wird. Aber sehr oft erhält sich die Gelbfärbung bis tief in den Sommer hinein und endigt später mit einem Bräunlichwerden und Absterben der bleichen Partien. Es tritt also eine chronische partielle Gelbsucht *(icterus)* und Bleichsucht *(chlorosis)* ein, im Aussehen übereinstimmend mit den gleichnamigen durch Eisenmangel verursachten Krankheiten. In den gelben Partien enthalten die Zellen Chlorophyllkörner in normaler Vertheilung im Protoplasma, aber von gelbgrüner Farbe. An der Grenze der bleichen Stellen sind die Chlorophyllkörner farblos, ein wenig kleiner und minder zahlreich. In den farblosen Partien selbst enthält das Protoplasma keine Chlorophyllkörner, nur feine Körnchen, und einen wandständigen Zellkern und bildet einen grossen, von Plasmasträngen durchströmten Saftraum. Die Zellen sind also in sehr verschiedenen Entwicklungsstadien von der die Chlorophyllbildung hemmenden kühlen Temperatur betroffen worden. Dass auch später bei Erwärmung keine Ergrünung der bleichen Stellen eintritt, hat vielleicht seinen Grund darin, dass diese Zellen nur in demjenigen jugendlichen Ausbildungszustande Chlorophyllkörner bilden können, in welchem dies normal geschieht, aber nicht mehr dann, wenn sie durch die Gesammtentwickelung der Gewebe diesen Ausbildungszustand überschritten haben. Ein Widerspruch hiermit ist es nicht, dass durch Dunkelheit etiolirte Pflanzentheile am Lichte fast zu jeder späteren Zeit nachträglich ergrünen, denn durch Dunkelheit wird gerade die Zelle auf jenen frühzeitigen Entwicklungsstadien zurückgehalten, was bei niederer Temperatur nicht der Fall ist.

Kapitel 3.

Beschaffenheit des Mediums.

A. Unpassendes Medium.

Wenn Pflanzentheile in einem anderen, als dem ihnen von der Natur bestimmten Medium wachsen, so kann dies schädliche Folgen für dieselben haben. In dieser Beziehung sind hier besonders die Fälle zu berücksichtigen, dass Wurzeln von Landpflanzen im Wasser sich entwickeln, und umgekehrt, dass Pflanzentheile, die normal in der Luft leben, unter Wasser oder in den Boden gerathen.

Dass bei den Landpflanzen der Erdboden auch durch eine wässerige Lösung der Nährstoffe ersetzt werden kann, geht aus den günstigen Erfolgen der in der Physiologie üblichen Wasserculturen hervor. Jedoch sind Wurzeln der Landpflanzen, die im Boden sich ausgebildet haben, nicht ohne Weiteres der Ausübung ihrer Function im Wasser fähig; häufig sterben sie nach dem Umsetzen ab, und es bilden sich aus dem oberen Theile der Wurzeln neue von der (unten beschriebenen) Organisation der Wasserwurzeln. Und ebenso bilden sich die Wurzeln im Wasser cultivirter Pflanzen beim Umsetzen in Erde erst in der Form von Erdwurzeln weiter, ehe eine genügende Wurzelthätigkeit stattfindet und die inzwischen welk gewordenen Pflanzen sich wieder erholen.

Wenn Wurzeln der Landpflanzen im Wasser sich entwickeln, so werden sie sehr lang, bleiben aber dünner, und haben daher eine regelmässige schlank fadenförmige Gestalt, bilden

[1]) Vergl. bot. Zeitg. 1875, pag. 771.

auch ihre Zweige in regelmässigerer Anordnung und Vollständigkeit aus, als im Boden; und da auch alle Wurzelzweige sich stark strecken und sich in ihrer ganzen Länge wiederum verzweigen, so werden wenn solche Wurzeln sich lange Zeit im Wasser entwickelt haben, grosse filzige Massen aus ihnen. Der stärkste Grad dieser Bildung sind die sogen. Fuchsschwänze oder Wurzelzöpfe, die sich in Drainröhren, Wasserleitungen u. dergl. entwickeln und oft von einer Länge von mehreren Metern und von der cylindrischen Form der Röhre, in der sie stecken, angetroffen werden, wobei sie den Abdruck der Unebenheiten der Röhre erkennen lassen. Die Wasserwurzeln der Landpflanzen sind wasserreicher, turgescenter und spröder, und vertrocknen ausserhalb des Wassers schneller als die in der Erde gebildeten. Ihre Zellen haben grössere Länge und geringere Breite, die Bildung von Wurzelhaaren unterbleibt bei manchen Pflanzen ganz, bei anderen bilden sich solche, doch oft in geringerer Entwicklung; auch entstehen in der inneren Rinde unregelmässige Lufträume durch Trennung und Schrumpfung der Zellen. Die Epidermis und die primäre Rinde werden im Wasser zeitiger desorganisirt; und wo darunter eine Korklage sich bildet, wird diese an den Wasserwurzeln oft zeitig der Länge nach zerrissen und endlich abgestossen durch eine üppige Zellenvermehrung der secundären Rinde, deren Zellen sich radial strecken und dabei lufthaltige Intercellularräume bilden, so dass sie ein weisses schwammiges Gewebe darstellen. In schwächerem Grade treten diese morphologischen und histiologischen Veränderungen schon hervor, wenn die Wurzeln in sehr nassem Boden sich entwickeln.[1])

Wenn oberirdische Theile der Landpflanzen unter Wasser oder im Erdboden sich befinden, so können krankhafte Zustände die Folge sein.

Nach Mer[2]) soll Untertauchung unter Wasser meist von schädlichem Einfluss auf die Luftblätter der Landpflanzen sein (unschädlich z. B. für Epheublätter). Die tödtliche Wirkung tritt je nach Arten ungleich schnell ein. Junge Blätter leiden weniger als alte. Aber sie bilden unter Wasser keine Stärke im diffusen Licht, nur Spuren davon im Sonnenlichte, und die vorhandene Stärke geht bald verloren, was mit Böhm's Beobachtungen übereinstimmt, wonach grüne Blätter von Landpflanzen in kohlensäurehaltiges Wasser getaucht, sobald sie wirklich benetzt sind, keinen Sauerstoff mehr abscheiden. Noch nicht erwachsene Blätter wachsen unter Wasser nicht weiter. Zuletzt dringt das Wasser in die Lufträume des Blattparenchyms ein, und die Blätter verderben. Daher bleiben bei Ueberschwemmungen oberirdische grüne Theile der Landpflanzen nicht ohne Schaden längere Zeit vom Wasser bedeckt.[3])

Auch eine einigermaassen tiefe Verschüttung, bei welcher Stammtheile, die ursprünglich an der Luft gewachsen waren, mit Erde bedeckt werden, ist nachtheilig. Die meisten Gehölze vertragen Letzteres schwer und gehen darnach bald ein. Ungleich weniger empfindlich dagegen sind diejenigen Pflanzen, an deren natürlichen Standorten solche Bodenveränderungen häufige Erscheinungen sind, wie die Pflanzen der Dünen und der Flussufer, als Weiden, Pappeln, *Hippophäe thamnoides*, welche auch aus völliger Verschüttung wieder hervorzuwachsen vermögen. Die Veränderungen, welche hier beim Versetzen in ein unnatürliches Medium eintreten, sind noch nicht genauer erforscht; der Abschluss gegen Luftzutritt dürfte eine wichtige Rolle dabei spielen. Ebenso unbekannt ist es, worauf die Unempfindlichkeit gewisser Pflanzen in dieser Beziehung beruht; dieselben bilden zwar an den verschütteten Theilen leicht Adventivwurzeln, allein das ist eben nur die Folge davon, dass sie unter solchen Verhältnissen am Leben bleiben.

B. Ungenügende Durchlüftung des Bodens.

Der Erdboden muss in einem gewissen Grade dem Luftwechsel zugänglich sein, wenn in ihm Samen keimen und Wurzeln leben sollen, weil alle lebenden Pflanzentheile Sauerstoff bedürfen. In einem Boden, in welchem der von den

---

[1]) C. Perseke, Ueber die Formveränderung der Wurzel in Erde und Wasser. Dissertation, Leipzig 1877.

[2]) Bull. de la soc. bot. de France. 1876, pag. 243.

[3]) Nach Robinet, citirt in Wiener Obst- und Gartenzeitung. 1876, pag. 37.

Wurzeln verzehrte Sauerstoff nicht durch Luftzutritt wieder ersetzt wird, müssen jene absterben, ersticken, wie wir es mit Rücksicht auf die Todesursache bezeichnen können. Wir stellen hierher eine Reihe von Krankheitserscheinungen, von denen bei einigen mangelhafter Zutritt von Sauerstoff unbestritten die Ursache ist, bei anderen dieses zwar nur hypothetisch, aber mit grösster Wahrscheinlichkeit anzunehmen ist. Ungenügende Durchlüftung kann aus verschiedenen Gründen eintreten: mit zunehmender Tiefe wird die Luftbewegung immer geringer; ferner sind die Eigenschaften des Bodens, hinsichtlich seiner Dichtigkeit, Porosität und Durchlässigkeit, und seiner wasserhaltenden Kraft und endlich die in ihm wirklich vorhandene Wassermenge hierauf von Einfluss.

1. Ungeeignete Lage der Samen im Boden. Die Erfahrung lehrt, dass in einer gewissen mässigen Tiefe unter der Oberfläche des Bodens die grösste Anzahl der ausgesäeten Samen keimt, dass diese Zahl immer geringer wird, in je tieferen Lagen die Samen ausgelegt waren, und dass in einer ungewöhnlich grossen Tiefe überhaupt keine Keimung mehr stattfindet, dass jedoch auch bei Aussaat in der Nähe der Oberfläche des Bodens sehr oft die prozentische Zahl der gekeimten Samen und die Kräftigkeit ihrer Entwicklung sich vermindert.

Das Unterbleiben der Keimung in sehr grosser Tiefe erklärt sich aus dem ungenügenden Zutritt von Sauerstoffgas, welches eine Bedingung der Keimung ist. Wenn die Samen aber nicht in solcher Tiefe, jedoch noch beträchtlich unter der günstigsten ausgelegt worden sind, so findet zwar Keimung statt, aber das Keimpflänzchen vermag häufig das Licht nicht zu erreichen, man findet es bis zu irgend einer Höhe im Boden gewachsen und dann abgestorben. Die Todesursache kann hier eine doppelte sein: entweder wiederum Mangel an respirabler Luft, oder eine endliche Erschöpfung der aus dem Samen stammenden, zum Wachsthum der Keimtheile erforderlichen Reservenährstoffe, bevor eine Ergrünung am Lichte eintreten konnte, ohne welche eine Selbsternährung unmöglich ist. Der ungünstigere Erfolg bei Aussaat der Samen an der Oberfläche oder in sehr seichter Tiefe hat seinen Grund in den wechselnden Feuchtigkeitsverhältnissen, die an der Bodenoberfläche herrschen, indem bei längerer Trockenheit die hervorgetretenen Keimwürzelchen welken und absterben können.

Es geht hieraus hervor, dass bei Voraussetzung einer constanten genügenden Feuchtigkeit an der Oberfläche des Bodens die Aussaat in der obersten Bodenschicht das günstigste Resultat liefern muss, weil sie alle Nachtheile einer tieferen Unterbringung vermeidet, dass dagegen bei Eintritt sehr trockener Witterungsverhältnisse diese nämliche Aussaat ein viel schlechteres Resultat liefern wird, als bei einer grösseren Tiefe, bei welcher der Schutz vor der Trockenheit den nachtheiligen Einfluss der tieferen Versenkung noch überwiegt. Die günstigste Tiefe in diesem Sinne, welche Tietschert[1]) als »rationelle Maximaltiefe« bezeichnet hat, ist von dem Genannten durch vergleichende Versuche ermittelt worden. Selbstverständlich ist dieselbe je nach Bodenarten sehr verschieden, weil diese hinsichtlich der Permeabilität für Luft und der Feuchtigkeitsverhältnisse sich verschieden verhalten. Sie beträgt

	im Sand	im kalkhaltigen Lehm	im Humus	im Thon
für Roggen	10,8 Centim.	5,4 Centim.	8 Centim.	5,4 Centim.
für Raps	7,3 Centim.	5,4 Centim.	—	3,5 Centim.

Die Versuche zeigten, dass bei dauernd genügender Feuchtigkeit der oberen Bodenschichten seichtere als die angegebenen Lagen günstigeren Erfolg haben.

2. Nässe und Undurchlässigkeit des Bodens als Ursache des Aussauerns oder der Wurzelfäule. Derjenige Zustand des Bodens, den wir den mit Wasser gesättigten nennen, d. h. wo die lufthaltigen Capillaren desselben vollständig mit Wasser gefüllt sind, ist nur für die eigentlichen Sumpfspflanzen zu-

[1]) Keimungsversuche mit Roggen etc., Halle 1872.

träglich. Diese gehen sogar in ihrer Entwicklung zurück, wenn der Boden ihres Standortes diesen Charakter verliert.

Für alle diejenigen Landpflanzen aber, welche nicht eigentlich nasse Standorte haben, ist eine derartige Ueberfüllung des Bodens mit Wasser schädlich. Insbesondere gilt dies von solchen Pflanzen, deren Wurzeln sich bereits in einem mässig feuchten Erdreich entwickelt hatten. Die in Folge dessen eintretende Verderbniss ist in der Praxis unter dem Namen Aussauern bekannt. Um das Wesen der Sache genauer auszudrücken, kann man sie als Wurzelfäule bezeichnen. Sie zeigt sich sowol an Topfpflanzen, wenn diese beharrlich so stark gegossen worden sind, dass die Erde im wassergesättigten Zustand erhalten worden ist, als auch im freien Lande nach ungewöhnlich langen reichlichen Niederschlägen oder sonstigen ungeeigneten Bewässerungen, und besonders bei tiefwurzeligen Pflanzen (Umbelliferen, Leguminosen), wenn deren Wurzeln in eine sehr wasserreiche oder undurchlassende tiefere Bodenschicht gelangen (also besonders auf tiefliegenden Ländereien, wie auf Aueboden, in der Nähe von Gewässern, etc.). Die Pflanzen werden dabei in allen Theilen welk, dann schwarz oder gelb oder überhaupt so verfärbt, wie es die betreffende Species im abgestorbenen Zustande zu zeigen pflegt, und endlich dürr; die kranken Pflanzen lassen sich gewöhnlich leicht aus der Erde ziehen und man bemerkt dann, dass ihr Wurzelsystem bereits abgestorben war und darin die nächste Ursache des Welkens und Absterbens der oberirdischen Theile lag.

Bei *Vicia Faba* und *Lathyrus Ochrus,* wo ich diese Wurzelfäule untersuchte, bemerkte ich, dass das Absterben der Gewebe in der Epidermis beginnt und successiv in die tieferen Schichten des Parenchyms fortschreitet, bei *Vicia Faba* unter Auftreten eines purpurbraunen Farbstoffes in den Zellmembranen. Die jungen Spitzen der Seitenwurzeln sind vielfach allein noch lebendig, weiss und frisch. Dadurch ist einigermaassen noch Aufsaugung möglich, und die Holzbündel der kranken Wurzeltheile gestatten wenigstens noch eine Wasserströmung, so dass dann die oberirdischen Theile nicht sogleich sterben, sondern noch eine Zeit lang lebendig erhalten werden können. Die Blätter sterben dann von unten an nach ihrer Altersfolge. Vor dem Tode sucht die Pflanze eine Anzahl neuer Adventivwurzeln, besonders aus dem oberen noch saftigen und lebendigen Theile der Pfahlwurzel und selbst aus dem nahe der Bodenoberfläche befindlichen gesunden Stengelstücke zu treiben; doch auch diese Wurzeln verfallen dem nämlichen Schicksal sobald sie tiefer in den Boden eingedrungen sind, was dann erneute Anstrengungen der Pflanze, sich zu bewurzeln, zur Folge hat. Bei diesem Kampfe wird wenigstens eine kümmerliche Entwicklung der oberirdischen Theile, selbst Blüthen- und geringe Fruchtbildung ermöglicht.

Auch an den Bäumen kommt nach R. Hartig[1]) unter ähnlichen Bodenverhältnissen eine Wurzelfäule vor, und zwar hauptsächlich an Kiefern in Beständen der norddeutschen Tiefebene. Die Bäume zeigen dabei oft keine Veränderung in der Benadelung, fallen aber bei starkem Wind oder Schneeanhang um, wobei man die in die Tiefe gehende Pfahlwurzel völlig abgefault findet, während die flache unter der Bodenoberfläche verlaufende Bewurzelung gesund geblieben ist. In anderen Fällen aber macht sich ein Kränkeln der Krone, durch Kürze der Triebe und Nadeln bemerklich; werden solche Bäume ausgerodet, so findet man die Pfahlwurzel an der Spitze abgefault und bis in den Stock hinauf verharzt, wodurch die Säfteleitung aus den Seitenwurzeln in den Stamm beeinträchtigt wird. Von ähnlichen Krankheiten, die durch unterirdische parasitische Pilze veranlasst werden, unterscheidet sich diese dadurch, dass die

[1]) Zersetzungserscheinungen des Holzes. Berlin 1878, pag. 75 ff.

Bäume nicht vertrocknen, sondern nach dem Abfaulen der Wurzeln lebend umfallen und dass sie sich nicht von einem Punkte aus im Laufe der Jahre weiter verbreitet, sondern gleichzeitig über ganzen Beständen oder grösseren Plätzen in den Beständen beginnt; das Umfallen erfolgt bald hier bald da und hat ein allgemeines Lückigwerden des Bestandes zur Folge. Aus den zahlreichen von R. HARTIG vorgenommenen Untersuchungen hat sich ergeben, dass in allen Fällen in einer gewissen Bodentiefe sich eine Schicht befand, die zwar den Luftwechsel nicht völlig ausschloss, demselben aber in hohem Maasse hinderlich war, und das Eindringen der Pfahlwurzel in der Jugend gestattet hatte, aber in einem gewissen Alter des Bestandes den Tod dieser Wurzeln herbeiführte. Oft war es stagnirende Nässe in einer gewissen Bodenschicht, sehr häufig aber ein schwerer thonreicher Lehmboden, der in der norddeutschen Tiefebene oft nesterweise oder über grössere Flächen verbreitet mitten in tiefgründigem Sandboden auftritt; und es zeigte sich, dass die Wurzelfäule genau so weit ging, wie der Lehmboden reichte, während auf dem reinen tiefgründigen Sand die Bewurzelung völlig gesund war.

Hierher gehört auch die bekannte Verderbniss, welche häufig Samen erleiden, die in übermässig feuchten Boden ausgesät worden sind: anstatt zu keimen, faulen sie; grosse Samen, wie Bohnen u. dgl. verwandeln sich dabei in eine stinkende, jauchige Masse.

Die Erklärung für das Absterben dieser unterirdischen Theile muss wol bei dem Faulen der Samen unzweifelhaft in dem Mangel an respirabelem Sauerstoff gesucht werden. Erkennen wir hier den Erstickungstod an, so sind wir auch genöthigt, bei der unter denselben Umständen auftretenden Wurzelfäule dem Sauerstoffmangel einen Einfluss zuzuschreiben. Auch R. HARTIG sieht hierin die Ursache der Wurzelfäule der Kiefern. Ausserdem könnten auch noch einige andere Umstände einen Einfluss haben. An den von mir untersuchten Wurzeln der durch Aussäuern getödteten *Vicia Faba* befanden sich eine Menge Wunden, veranlasst durch das Aufspringen und die abnormen schwammigen Gewebewucherungen des Parenchyms, welche häufig stattfinden, wenn Wurzeln von Landpflanzen in Wasser oder sehr nassem Boden wachsen (s. pag. 432). Dieselbe Erscheinung wird auch an holzigen Pflanzentheilen, wenn diese im Wasser stehen, beobachtet. Es ist nicht unmöglich, dass auf die Dauer solche Wunden einen schädlichen Einfluss äussern. Weiter könnte auch an eine nachtheilige Einwirkung der zum Theil eigenthümlichen Zersetzungsprodukte gedacht werden, welche die organischen Bestandtheile des Bodens bei stagnirender Nässe und mangelhaftem Luftzutritt liefern, z. B. an die sauren Humuskörper. Und was die Kohlensäure anlangt, die sich hierbei reichlich ansammelt, so ist an einen Versuch W. WOLF's[1]) zu denken, nach welchem Pflanzen, die man in kohlensäurereichem Wasser cultivirt, zu assimiliren aufhören und welk werden, sich aber wieder erholen, wenn sie in destillirtes Wasser gesetzt werden.

C. Folgen des Reichthums des Bodens an Feuchtigkeit und Nährstoffen überhaupt.

Reichthum des Bodens an Feuchtigkeit, so lange er nicht den oben besprochenen schädlich wirkenden Grad erreicht, und Reichthum desselben an pflanzlichen Nährstoffen überhaupt werden allgemein und mit Recht zu den günstigsten Bedingungen für die Ernährung und das Wachsthum der Pflanzen gerechnet. Dennoch ist es nicht paradox, dieselben in gewissen Fällen für die Ursache pathologischer Erscheinungen zu halten. Denn ein Ueberfluss an denjenigen Stoffen, welche der Pflanze zur Bildung neuer Organe dienen, kann zu einer abnormen Verwendung, zu einem Missbrauche derselben Veranlassung

[1]) Tageblatt d. 45. Naturf.-Versamml. zu Leipzig. 1872, pag. 209.

geben, der sich darin äussert, dass die Pflanze ihre Organe voluminöser, substanzreicher oder in grösserer Anzahl bildet, als es die normale Regel ist. Dieser stärkere Bildungstrieb tritt oft local in excessivem Grade auf, und mit ihm können die mannigfaltigsten Formveränderungen der von ihm betroffenen Theile verbunden sein. In physiologischem, stofflichem Sinne sind diese krankhaften Bildungen als Hypertrophien (Ueberernährungen) zu bezeichnen, von morphologischer Seite bedeutet die Bezeichnung Missbildung, Monstrosität, Bildungsabweichung ziemlich dasselbe.

Theoretisch betrachtet kann eine übermässige Verwendung von Nährstoffen zu Bildungszwecken unter folgenden Umständen angenommen werden. In einem Boden, der schon nährstoffreich ist, wird der blosse Eintritt reichlicherer Durchfeuchtung zu einer kräftigeren Wurzelbildung und damit zu einer um so ausgiebigeren Aufnahme von Nährstoffen führen und kann so Hypertrophien zur Folge haben. Oder wenn in der Pflanze ein Vorrath verwendbarer Stoffe vorhanden ist, und sie in eine Entwicklungsperiode oder in einen Zustand gelangt, wo solche Stoffe leicht zu Neubildungen verwendet werden, so kann Zutritt reichlichen Wassers allein schon, selbst ohne dass der Boden ungewöhnlich an Nährstoffen bereichert ist, hypertrophische Bildungen zur Folge haben. Endlich wird ganz besonders ein vereinigtes Auftreten eines ungewöhnlich grossen Nährstoffquantums und eines Wasserreichthumes (wie z. B. bei kräftiger organischer Düngung und in sogen. guten oder reichen Böden) Veranlassung dazu geben. Auch könnten sehr wol gewisse durch chemische Beschaffenheit des Bodens bedingte physikalische Verhältnisse mitwirkend gedacht werden, z. B. die durch humusreiche schwarze Erde bedingte höhere Temperatur des Bodens.

Aus dem Gesagten folgt, dass nicht immer im Boden die Ursache einer Bildungsabweichung gesucht werden muss. Insbesondere kann die Erscheinung, dass die Pflanze nur an gewissen Theilen ihres Körpers Nährstoffe zu hypertrophischen Bildungen verwendet, die Folge verschiedener Umstände sein: erstens, wenn die gewöhnlichen Verbrauchsstätten der Nahrung weggefallen sind, das gesammte Quantum bildungsfähigen Materiales sich daher auf eine geringe Anzahl von Organen concentriren muss, also z. B. wenn die Pflanze durch Verletzung gewisse Theile verloren hat (und wir haben in der That im vorigen Abschnitte mancherlei Bildungsabweichungen als Folgen von Wunden kennen gelernt), oder auch wenn Organe in Folge irgend welcher kränklichen Entwicklung und gesunkener Lebensenergie nicht mehr ihr normales Quantum Nährmaterial verarbeiten, dieses sich also einen anderen Verbrauchsort sucht. Von diesem Verhältniss ist nur noch ein geringer Schritt bis zu dem, wo ohne klar erkennbare Veranlassung die Vertheilung des Nährstoffmateriales auf die einzelnen Organe ungleich wird und somit ihren Ausdruck findet in der abnormen Förderung der Bildung eines oder mehrerer Theile. Treten auch noch Bodenverhältnisse hinzu, welche einer Hypertrophie günstig sind, so kann jenes Missverhältniss einen noch höheren Grad annehmen. Endlich ist auch nicht zu vergessen, dass die Pflanze durch die ihr eigene Neigung zur Variation, d. h. zur Annahme neuer Merkmale, auch Missbildungen gewissermaassen ganz zufällig, d. h. ohne nachweisbare äussere Veranlassung, erwerben kann, und dass diese sich dann durch Vererbung befestigen und steigern können.

Das Vorstehende zeigt genügend, wie mannigfaltige und für die Forschung zum Theil tief verschleierte Veranlassungen, einzeln für sich oder combinirt, als Ursachen von Hypertrophien denkbar sind. Und dass ausser den Bodeneinflüssen in der That solche andere Anlässe mit wirksam sind, geht aus der Thatsache hervor, dass sich ganz gewöhnlich in einem und demselben Boden neben missgebildeten auch gesunde Individuen der nämlichen Art finden. Und wären die Bildungsabweichungen allein Folgen der Bodenbeschaffenheit, so müssten wir sie jederzeit absichtlich hervorrufen können, wenn wir die Pflanze in einen derartigen Boden versetzen, was keineswegs immer diesen Erfolg hat. Relativ wenige Bildungsabweichungen hat man bis jetzt experimentell mit aller Evidenz als Folgen gewisser Bodenzustände nachweisen können, indem man sie absichtlich durch Versetzen der Pflanzen in solche Verhältnisse hervorrufen konnte. Bei den betreffenden Missbildungen wird darüber zu berichten sein. Eine Verallgemeinerung dieser Resultate auf die Bildungsabweichungen überhaupt aber ist unstatthaft. Trotz dieses vielfach mangelnden Beweises stellen wir die Missbildungen hier unter die Wirkungen

der Bodeneinflüsse, weil sie mit mehr Berechtigung an keinem anderen Orte stehen würden. Diejenigen, welche schon oben als Folgen von Verwundungen behandelt worden, bedürfen hier keiner Wiederholung. Ausgeschlossen sind selbstverständlich alle durch Parasiten hervorgerufenen Hypertrophien. In dem Umfange, in welchem wir sie hier verstehen, sind die Bildungsabweichungen zum Gegenstand einer besonderen Disciplin, der Pflanzenteratologie, erhoben worden. Es knüpfen sich an dieselben wichtige morphologische Betrachtungen, die aber für uns nicht Hauptzweck sind, da wir sie hier nur nach ihrem pathologischen Charakter und ihren ursächlichen Beziehungen zu behandeln haben. Wir müssen uns hier auf die Hauptgesichtspunkte beschränken; eine ausführlichere Darstellung dieses Theiles der Pathologie findet sich in meinen »Krankheiten der Pflanzen«.

Wir bringen die hierher gehörigen Bildungsabweichungen unter folgende Hauptgesichtspunkte: 1. Vergrösserung der Theile im normalen Charakter der Metamorphose und in proportionalen Grössenverhältnissen. 2. Vergrösserung einzelner Organe im normalen Charakter, aber in abnormen Gestalten (in nicht proportionalen Dimensionen). 3. Vergrösserung durch Uebergang in eine andere morphologische Ausbildungsform, nämlich durch Rückschreiten oder Vorschreiten der Metamorphose. 4. Vermehrung der Zahl der Organe. 5. Anomalien der Anordnung der Pflanzentheile. 6. Verminderung der Zahl und des Umfanges der Organe, in Begleitung und als Compensation von Hypertrophien.

I. Vergrösserung der Theile in ihrer normalen Ausbildungsform und in proportionalen Grössen.

1. Riesenwuchs, Verriesung *(Gigantismus)*, das ist die Erscheinung, wo alle Theile einer Pflanze in gleichen Proportionen und also unter Beibehaltung der normalen Gestalt über das der Species gewöhnlich eigene Maass vergrössert sind. Solche Individuen werden Riesen genannt.

Es ist fast immer nachweisbar, dass an Stellen, wo solche Riesen wachsen, eine ungewöhnliche Menge von Nährstoffen (durch Harn oder Excremente, oder andere stark düngende Substanzen) angehäuft und zugleich die Feuchtigkeitsverhältnisse sehr günstige sind. Auch ist es allgemein bekannt, dass Pflanzen, die man aus einem sterilen Boden in gutes Gartenland versetzt und reichlich begiesst, in mehr oder minder hohem Grade sich im Sinne einer Verriesung verändern. Die reichere Ernährung der Pflanzen von sogen. Geilstellen in Aeckern hat WEISKE [1]) analytisch nachgewiesen, indem er in solchen Pflanzen den procentischen Gehalt an Proteïnstoffen um beinahe das Doppelte grösser fand als in normalen Pflanzen. Umgekehrt hat nach MOQUIN-TANDON's [2]) Anführungen DESMOULINS von riesigen Exemplaren der *Sagittaria sagittifolia* mit 3 Meter langen Blattstielen, bis 30 Centim. breiten und bis 40 Centim. langen, eigenthümlich stumpfen Blättern und unfruchtbaren Blüthen, die in festem, von der Fluth bespültem Schlammgrunde an den Ufern der Gironde gewachsen waren, einen Stock in einem Topf in das Bassin des botanischen Gartens zu Bordeaux gesetzt und bemerkt, dass derselbe bald wieder spitzere Blätter von normalen Dimensionen und fruchtbare Blüthen wie gewöhnlich bildete.

2. Wasserreiser. An Holzgewächsen entwickeln sich oft einzelne Sprosse in riesenhaften Dimensionen aller Theile, jedoch in Gestalt und Ausbildung im Wesentlichen normal, während die übrigen laubtragenden Sprosse keine Hypertrophie zeigen. Die besonders häufig bei den Obstbäumen aus dem Stamme oder den Aesten entspringenden, sehr kräftigen, senkrecht aufwärts wachsenden und mit meist ziemlich grossen Laubblättern besetzten Triebe werden Wasserreiser, Wasserschosse, Wasserloden, Nebenreiser oder Räuber genannt. Sie können sowol aus gewöhnlichen Seitenknospen als auch aus Adventivknospen

---

[1]) Annal. d. Landwirthsch. d. kgl. preuss. Staaten 1871, pag. 310.

[2]) Pflanzenteratologie, deutsch von SCHAUER, pag. 79.

sich entwickeln, und nicht selten nehmen mehrere in der Nähe liegende Knospen diese Entwicklung an, oder eine der untern Knospen des Wasserreises wächst wiederum zu einem solchen heran.

Diese Erscheinung setzt schon eine andere Anomalie voraus. Sie tritt ein, wenn nicht genug Verbrauchsorte für die disponible Nahrung vorhanden sind, also besonders wenn die Krone oder der Ast, woran Räuber sich bilden, in einem kränklichen Zustande sich befinden, sei es in Folge von Flechtenanhang oder von thierischen oder sonstigen Beschädigungen, sei es in Folge von Wurzelkrankheiten oder einer für den ganzen Baum bisher ungenügend gewesenen Ernährung. Die verbreitete Meinung, dass die Wasserreiser die Nahrung von der Krone ableiten, verwechselt, was die erste Veranlassung betrifft, Ursache und Folge. Dem Uebel lässt sich auch nicht durch Wegschneiden der Wasserreiser abhelfen, sondern nur durch Verbesserung des Bodens oder durch Umsetzen, wodurch der Baum wieder zu gesunder Wurzelbildung veranlasst wird oder hinreichende Nahrung erhält. Auch durch zu starkes Wegschneiden der Aeste kann zur Bildung von Räubern Veranlassung gegeben werden. In der Obstbaumzucht sind die Wasserreiser auch deshalb nachtheilig, weil sie gewöhnlich unfruchtbar sind und, da sie meist aus dem Stamme kommen, bei gepfropften Bäumen dem Wildling gleichen. Man muss sie daher wegschneiden oder wenn schon Absterben von Zweigen und Aesten begonnen hat, veredeln und dafür das kranke Holz entfernen.

II. Vergrösserung einzelner Organe in der normalen Ausbildungsform, aber in abnormen Gestalten.

Alle Hypertrophien, bei denen der Charakter der Metamorphose unverändert bleibt, und nur die Gestalt in Folge nicht proportionaler Vergrösserung der Dimensionen sich ändert, können im Allgemeinen als Verunstaltungen oder Deformationen bezeichnet werden.

A. Verunstaltungen der Stengel und Wurzeln.

1. Verbänderungen *(fasciationes)* der Stengel oder diejenigen Verunstaltungen, bei denen der Stengel in einer Richtung seines Querschnittes bedeutend vergrössert ist, also eine bandförmig abgeplattete Gestalt hat. An Stockausschlägen, Wasserreisern und bei Kräutern, wenn dieselben ihre Triebe durch Abmähen, Abweiden, Abtreten etc. verloren haben und neue kräftige Sprosse treiben, ist die Erscheinung nicht selten. Sie kommt sowol an vegetativen Achsen, wie an Blüthenständen vor, sowol an beblätterten Stengeln, wie an blattlosen Schäften *(Taraxacum)*. Die Blätter verbänderter Stengel sind meist normal gestaltet und stehen sowol an den Kanten wie an den Flächen des Bandes: entsprechend der grösseren Oberfläche zahlreicher; häufig besteht eine Neigung, die Blätter partienweise zusammenzurücken, oft annähernd wirtelförmig, jedoch meist nicht genau in gleicher Höhe. Am oberen Ende erreicht die Verbänderung gewöhnlich grössere Breite; dabei kann das Längenwachsthum an dem einen Rande stärker erfolgen, wodurch die Fasciation bischofsstabförmig gekrümmt wird. Sie endigt entweder mit einer einfachen, ebenfalls breit gezogenen Knospe, beziehentlich (z. B. bei Compositen) mit einem hahnenkammförmig verbreiterten Köpfchen; oder an Stelle der einfachen Knospe steht eine ganze Garnitur von Knospen auf dem Scheitel, von denen einzelne allein weiter wachsen können, so dass die Verbänderung dichotom oder mehrspaltig wird. Fasciation kann auf zweierlei Weise entstehen. Entweder durch Verbreiterung des Stammscheitels, indem das Dickenwachsthum desselben in einer Richtung überwiegt und wobei mehrere Vegetationspunkte auf dem Scheitel auftreten können. Dies ist der weitaus gewöhnlichste Fall. Solche Verbänderungen enthalten ein einfaches Mark, umgeben von einem in

die Breite gezogenen Gefässbündelringe. Oder sie entstehen durch Verwachsung mehrerer Achsen in frühem Entwicklungszustande; dann enthalten sie ebenso viele besondere Gefässbündelringe, als Achsen verschmolzen sind. So fand ich es zwischen Blüthenstielen in den Trauben von Cruciferen und zwischen dem Stengel und den beiden gegenständigen Zweigen von *Knautia arvensis*.

2. Abnorme Streckung als Bildungsabweichung, also wol zu unterscheiden von der Verlängerung beim Etiolement (S. 408), besteht in abnormer Verlängerung gewisser Internodien und wird als Apostasis bezeichnet, wenn dadurch Glieder eines Wirtels auseinanderrücken. Im Blüthenstand können auf diese Weise Dolden zu Trauben, aber auch Köpfchen zu Dolden, Trauben corymbusartig werden. In den Blüthen betrifft es die Blüthenachse (z. B. Reseda etc.).

3. Krümmungen und Einrollungen, verursacht durch stärkeres Wachsthum der einen Kante des Stengels, können in Form eines Knie oder eines Bogens bis zu der einen Locke oder Schneckenwindung oder in unregelmässiger Form vorkommen.

4. Drehungen oder Torsionen, d. h. spiralige Drehungen der Stengel um ihre Achse, wobei die geraden Längsfurchen zu Spiralen werden. Bisweilen ist mit der Drehung eine starke Anschwellung verbunden, wie bei der von A. BRAUN als Zwangsdrehung bezeichneten an *Valeriana* und *Galium*, wobei die Blattstellung in eine spiralige übergeht, und die Spirale durch die Drehung des Stengels immer mehr zur senkrechten Reihe aufgerichtet wird.

5. Anschwellungen. Mit diesem Ausdruck können diejenigen Hypertrophien der Stengel und Wurzeln bezeichnet werden, bei denen Breite und Dicke, d. h. die zur Längsachse queren Richtungen vergrössert sind. Die meisten derselben gehören als von Parasiten verursachte Gallen nicht hierher. Von anderen mag es zweifelhaft sein, ob es Bildungsabweichungen in dem hier verstandenen Sinne sind. Hierher gehören vorläufig die vorhin erwähnten Zwangsdrehungen der Stengel von *Valeriana* und *Galium*; es sind bauchige, oft schief birnförmige Auftreibungen des Stengelgrundes, die bis zu einer Breite von 8 Centim. und einer Länge von 29 Centim. beobachtet worden sind.

Unter dem Namen Hernie, Kohlhernie (Kapoustnaja kila) ist in Russland, besonders in der Umgebung von St. Petersburg, in den letzten Jahren eine Krankheit der Kohlpflanzen aufgetreten, die jedoch auch in Deutschland, hier unter dem Namen Kelch oder Kropf des Kohls, in Frankreich, Belgien, England und in Spanien vorkommt[1]). Diese Missbildung ist zuerst von CASPARY[2]) genauer untersucht worden, und kürzlich auch von WORONIN[3]). Letzterer hat sie in Russland auf allen Kohlvarietäten gefunden: allen Sorten Kohlrüben, Wasserrüben etc. *(Brasica Napus* und *Rapa)*, Raps und ausser diesen Arten von *Brassica* auch auf anderen Cruciferen, z. B. *Iberis umbellata* und Levkoye. Auf den Wurzeln bilden sich eigenthümliche Auswüchse von verschiedener Gestalt und Grösse, häufig in solcher Menge, dass alle Wurzeln damit bedeckt und völlig verunstaltet sind. Bei den rübenbildenden Varietäten kommen auch auf der Oberfläche der Rüben derartige Anschwellungen zum Vorschein. Sie zeigen sich nach WORONIN in jedem Lebensalter der Kohlpflanzen: schon im Frühlinge, wenn dieselben noch als kleine Setzlinge in den Mistbeeten stecken, bis zum Spätherbst. Eine starke Hernie ist für die Kohlpflanzen insofern sehr schädlich, als gar kein Kohlkopf entsteht oder derselbe in seiner Entwicklung weit zurück bleibt. Nur wenn die Er-

---

[1]) Vergl. die Angaben WORONIN's in Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Botanik, XI.

[2]) Eine Wrucke *(Brasica Napus,* L.) mit Laubsprossen auf knolligem Wurzelausschlag, in den Schriften d. Physik.-Oekon. Gesellsch. Königsberg. 1873, pag. 109. Taf. XIV.

[3]) *Plasmodiophora Brassicae*, Urheber der Kohlpflanzen-Hernie. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Botanik. XI. mit Taf. XXIX—XXXIV.

krankung in einem späteren Alter eintritt, kann die Pflanze gut entwickelt sein, trotz herniöser Wurzeln. Die Anschwellungen sind bis zu Faustgrösse gefunden worden; die grössten finden sich an den Pfahlwurzeln, beziehentlich an der Rübe; die an den Nebenwurzeln sind gewöhnlich viel kleiner. Die Gestalt derselben ist so unregelmässig, dass sich keine allgemein zutreffende Beschreibung geben lässt. Farbe und innere Beschaffenheit der Anschwellungen sind denen gesunder Rüben völlig gleich. Später werden die alten Auswüchse runzelig, welk und mürbe, vertrocknen endlich oder, wenn reichlich Feuchtigkeit vorhanden ist, faulen sie unter widrigem Geruch. Nicht selten bilden sich auf den grösseren Hernienanschwellungen Knospen, aus denen ein Laubspross sich entwickelt. Dieser zeigt auch Bildungsabweichungen: zunächst bleibt er verkürzt, bildet mehrere dicht umeinander stehende Blätter, so wie es die Stengel von *Brassica* überhaupt thun, indem sie mit einer Wurzelblattrosette beginnen. Die Blätter bleiben kurz, sind oft mehr oder weniger eingekrümmt oder sonst unregelmässig verbogen oder verzerrt, häufig ist der Stiel bandförmig abgeplattet und theilt sich nach oben unregelmässig in verkräuselte Laubausbreitungen. Die Stengel sind relativ dick und kurz, gedrungen und bilden schon von unten an reichlich Zweige, welche ähnliche gedrungene Gestalt haben. Die Trauben zeigen sich auffallend kurz und dicht, die untersten Blüthen meist verkümmert, die folgenden entwickelt und blühend, aber auch oft zum Theil missgebildet, nämlich die Blumenblätter von unregelmässiger Form und durch Petalodie eines Theiles der Staubgefässe vermehrt, zum Theil auch in Mittelbildungen zwischen Blumenblättern und Staubgefässen, die Antheren oft nicht gut ausgebildet, der Stempel bisweilen verkrüppelt. Die Hernienanschwellungen bestehen in einer gewaltigen Hypertrophie des Wurzelparenchyms. Ich finde bei ihnen ein eigenthümliches Dickewachsthum durch ein unmittelbar unter der Oberfläche liegendes kleinzelliges Meristem, welches einem Korkmeristem ähnelt, besonders gegen die Oberfläche, wo es in ein oder wenige Lagen Korkzellen übergeht. Nach innen setzt es sich ganz allmählich in das Dauerparenchym fort ohne Grenze, indem die Zelltheilungen hier tiefer dort minder tief in das Gewebe fortgehen. Dieses Meristem erzeugt nicht bloss Parenchym, sondern auch neu Fibrovasalstränge, deren Anfänge man daher oft ganz nahe unter der Oberfläche schon erkennt. So wachsen die Anschwellungen, so umfangreich sie auch werden, immer durch dieses peripherische Meristem. Die Fibrovasalstränge stehen regellos zerstreut und laufen in allen Richtungen oft unregelmässig geschlungen und sind auch untereinander durch Zweige verbunden. Das Parenchym besteht aus polygonalen, dünnwandigen, saftreichen, oft Stärkekörner enthaltenden Zellen; einzelne Zellen werden zu getüpfelten dickwandigen Sclerenchymzellen. Bisweilen treten die ersten Anfänge der Anschwellungen an den Wurzeln wie scharf begrenzte seitliche Organe auf; man könnte sie für Anfänge von Nebenwurzeln halten. Sie wachsen dann in der beschriebenen Weise an ihrem Scheitel, gleich wie an einem Vegetationspunkte, am stärksten; bald wird die Thätigkeit des Meristems gleichmässiger, und die Knollen wachsen an allen Theilen ihrer Oberfläche. Die ersten Anlagen dieser Bildungen an der normalen Wurzel konnte ich aus Mangel an Material nicht genügend untersuchen. Sie scheinen aus einer meristematischen Theilung des Rindeparenchyms der Wurzel hervorzugehen; ein Gefässbündel verbindet die ihrigen mit demjenigen der Wurzel.

Bezüglich der Ursache der Kohlhernie stehen sich die Angaben CASPARY's und WORONIN's gegenüber. Ersterer konnte bei Königsberg in der Kohlhernie keine Spur von Pilzen oder äusserer Beschädigung finden und beobachtete die bemerkenswerthe Thatsache, dass sich diese Missbildung durch die Samen erblich fortpflanzen lässt[1]). Er hält sie daher für eine Bildungsabweichung gewöhnlicher Art. WORONIN, der seine Untersuchungen in Petersburg anstellte, hat dagegen einen pilzlichen Parasiten, den er *Plasmodiophora brassicae* nennt, gefunden, und hält diesen für die Ursache der Hernie. Einzelne Parenchymzellen in den Hernieanschwellungen findet er abnorm vergrössert, und in denselben ein trübes Plasmodium, welches in den in Fäulniss übergehenden Geschwülsten in eine Unzahl äusserst kleiner kugeliger Sporen sich umwandelt. Mit der Auflösung der Wurzel durch Fäulniss gelangen sie in den Boden. Hier keimen sie, indem aus jeder eine mit einer Cilie versehene Myxamöbe ausschwärmt. WORONIN hat durch Infectionsversuche fast an allen Wurzeln Hernienanschwellungen, wenn auch sehr kleine

---

[1]) Gardeners Chronicle. 1877, pag. 148.

erhalten, während bei den Pflanzen, die in reiner Erde gezogen und mit destillirtem Wasser begossen wurden, keine Spur der Erkrankung eintrat. Nach dem, was ich bei Leipzig von Kohlhernie untersucht habe, muss ich CASPARY's Meinung bestätigen: die von WORONIN beobachteten vergrösserten Parenchymzellen mit *Plasmodiophora* waren in den von mir untersuchten sehr starken Geschwülsten nirgends und zu keiner Zeit zu finden, auch dann nicht als die Theile schon in volle Fäulniss übergingen[1]). Es folgt daraus, dass bei dieser Krankheit der WORONIN'sche Pilz nicht nothwendig vorhanden sein muss. Um den Widerspruch zu lösen, wären drei Fälle denkbar. Entweder es giebt zwei in ihren Symptomen vollständig gleiche Kohlhernien, die zwei ganz verschiedene Ursachen haben; das ist der wenigst wahrscheinliche Fall. Oder die Kohlhernie ist überhaupt keine parasitäre Krankheit; die *Plasmodiophora* ist ein Schmarotzer der Kohlpflanze, der jene Krankheit nicht erzeugt, sondern für den nur die stark hypertrophirten Theile der Kohlpflanze der geeignetste Entwicklungsboden sind und der in dem stark kohlbauenden Russland sich eingebürgert und ubiquistisch verbreitet hat, bei uns vielleicht fehlt. Oder drittens, und das halte ich für das Wahrscheinlichere: WORONIN hat zwei Krankheiten zugleich vor sich gehabt, ausser der typischen, mit der CASPARY'schen Krankheit identischen Kohlhernie noch andere, kleine, spindelförmige Anschwellungen des Wurzelkörpers dünnerer Kohlwurzeln, welche allein von der *Plasmodiophora* verursacht werden. Denn die (l. c. Taf. XXIX. Fig. 3 und 5 und Taf. XXX. Fig. 10 u. 11) abgebildeten Wurzelanschwellungen, welche bei den Infectionsversuchen erzielt worden waren, dürften von der eigentlichen Kohlhernie verschieden sein.

B. Verunstaltungen der Blätter.

1. Als schwächster Grad von Deformationen der Blätter kommen Veränderungen der Form des Umrisses vor, indem z. B. die eiförmige Gestalt mehr in die lineale übergeht etc., oder die Beschaffenheit des Blattrandes sich ändert, oder auch wol ein ganzes Stück der Blattfläche, z. B. an der Basis oder an der Spitze nicht zur Ausbildung kommt.

2. Die Spaltung *(fissio)*, wobei die Blattfläche durch normal nicht vorhandene Einschnitte mehr oder weniger tief gespalten ist, und die Durchstossung *(pertusio)*, wobei die Blattfläche von Löchern durchbrochen aus der Knospe hervorkommt.

3. Durch local gesteigertes intercalares Wachsthum des Blattes entstehen: kapuzenförmige Gestalt, wenn die Streckung der Mittelrippe stärker ist oder länger dauert als die Ausdehnung der Lamina, Kräuselung *(crispatio)*, wenn das Mesophyll zwischen den Rippen und Nerven länger sich ausdehnt als letztere, ring- oder lockenförmige Krümmung des ganzen Blattes, wenn die Oberseite desselben sich stärker als die Unterseite ausdehnt (Napoleonsweide, *Salix babylonica var. annulata)*.

4. Becherbildung (Ascidien). Bei dieser Missbildung ist ein Blatt oder ein Blättchen mit den unteren Rändern zu einem Becher oder einer Düte oder mit den oberen Rändern zu einer Art Haube verwachsen. Ersteres ist an *Brassica*-Arten, *Fragaria*, *Spinacia* etc., letzteres an *Convallaria*, *Tulipa* beobachtet worden.

5. Sprossungen, d. h. Neubildungen auf dem Stiel und der Fläche des Blattes treten auf: als warzenähnliche Drüsen bisweilen in Menge auf den Blattstielen von *Viburnum opulus*, als rechtwinklig zur Blattfläche gerichtete Leisten oder blattähnliche Wucherungen, besonders auf der Mittelrippe, endlich als grüne blattige Sprossungen in Form der vorerwähnten Röhren, Düten oder Becher, was am häufigsten an Kohlarten beobachtet worden ist.

---

[1]) Vergl. meine Mittheilung in Bot. Zeitg. 1879, pag. 398.

C. Verunstaltungen der Blüthen und Blüthenstände.

Von Blüthenmissbildungen gehören hierher nur diejenigen, die nicht mit einer Veränderung der Metamorphose verbunden sind und nicht in einer Veränderung der Zahl der Glieder bestehen. Daher handelt es sich hier um Vergrösserungen einzelner Blüthentheile, sowie um gewisse Gestaltsveränderungen der Blätter der Blüthe, insbesondere um die Umwandlung einer actinomorphen Blumenkrone in eine zygomorphe (in den sogen. gefüllten Blüthenköpfen der Compositen) und um die Verwandlung zypomorpher Blüthen in actinomorphe, was man als Pelorie bezeichnet. Letzteres geschieht entweder durch Schwinden des die Actinomorphie bedingenden Theiles (z. B. eines Sporn) oder dadurch, dass alle Glieder des Cyclus die Beschaffenheit des anders gebildeten annehmen (z. B. sämmtliche Blumenblätter Sporne bekommen, wie es von *Linaria* bekannt ist).

III. Vergrösserung durch Uebergang in eine andere morphologische Ausbildungsform (vor- und rückschreitende Metamorphose).

Die zahlreichen in dieses Kapitel gehörigen Missbildungen stellen sich dar als Umwandlungen der Blattorgane in eine andere Metamorphosenstufe und beziehen sich daher alle auf den Blüthenstand oder die Blüthen. Die Umwandlung der Blattorgane in eine morphologisch höhere Ausbildungsform wird vorschreitende, das Zurückgehen auf eine tiefere rückschreitende Metamorphose genannt. Um nun die Ausbildungsform, welche hierbei angenommen wird, genauer zu bezeichnen, kann man nach MASTERS Vorgange die Ausdrücke Phyllodie (Verlaubung), Sepalodie, Petalodie, Staminodie und Pistillodie anwenden, womit also eine Umwandlung in Laubblätter, Kelchblätter, Blumenblätter, Staubgefässe oder Carpelle gemeint ist.

A. Vorschreitende Metamorphose. Man kennt Petalodie des Kelches, Staminodie der Blumenblätter und Pistillodie an allen Theilen der Blüthe, vorzüglich an den Staubgefässen.

B. Rückschreitende Metamorphose oder Rückbildung. Diese Bildungsabweichungen sind ungleich häufiger als die vorschreitende Metamorphose und in allen Formationen der Hochblattregion und der Blüthen zu finden, wie denn auch gerade mit dieser Metamorphose der Natur der Sache nach eine grössere Massenentwicklung der Theile verbunden ist. Wir unterscheiden hier wieder:

1. Verlaubung (Phyllodie) oder die Rückbildung von Hochblättern oder Blüthenblättern in grüne, chlorophyllhaltige, den Laubblättern der Species im anatomischen Baue und auch in der Gestalt mehr oder weniger ähnliche Blattorgane. Sie kann vorkommen an den verschiedenen Hochblättern des Blüthenstandes, sowie in allen Formationen der Blüthe, hier gewöhnlich mit Unfruchtbarkeit verbunden. Häufig finden wir Phyllodie der Kelchblätter oder der Blumenblätter, seltener eine solche der Staubgefässe. Im Gynäceum erreicht sie oft ihren höchsten Grad, indem die Carpelle in ansehnliche laubförmige Gebilde sich umwandeln. Auch an den Samenknospen kann Verlaubung eintreten, worüber in der Morphologie eingehender gehandelt wird. Wenn sämmtliche Blattorgane der Blüthe in laubartige Blätter sich verwandeln, was eine völlige Auflösung der Blüthe zur Folge hat, so bezeichnet man dies als Antholyse, Chloranthie oder Vergrünung.

2. Sepalodie ist ein schwächerer Grad von Verlaubung, wobei Blumenblätter mehr das Aussehen von Kelchblättern annehmen.

3. Petalodie oder Umwandlung in Blumenblätter beziehentlich in petaloïde Perigon- oder Kelchblätter als rückschreitende Metamorphose kommt an den Staubgefässen und an den Carpellen vor und bedingt die Erscheinung der Füllung der Blüthen *(Anthoplerosis)*; nicht selten findet dabei auch eine Vermehrung der in Blumenblätter sich umwandelnden Organe statt. Vollständig gefüllte Blüthen, d. h. solche, in denen Staubgefässe und Carpelle petaloïd geworden sind, sind selbstverständlich steril. Bei den Staubgefässen entsteht der petaloïde Theil entweder aus den Antheren oder aus dem Connectiv oder aus beiden zugleich, wobei ein vorhandenes Filament unverändert bleiben kann, oder nur aus dem Filament.

4. Staminodie oder Umwandlung in Staubgefässe als rückschreitende Metamorphose an den Carpellen tritt mitunter bei halbgefüllten Blüthen, aber auch ohne gleichzeitige Füllung ein. Man findet entweder das Carpell vollständig durch ein Staubgefäss substituirt oder Mittelbildungen zwischen beiden.

An die Metamorphosen schliessen wir diejenigen Erscheinungen, wo in eingeschlechtigen Blüthen die Geschlechtsorgane die Ausbildung des anderen Geschlechtes annehmen. Sie sind weniger genau als vor- und rückschreitende Metamorphose zu charakterisiren und können passender als Heterogamie bezeichnet werden. Dieses Verhältniss tritt zunächst in der Form auf, dass da, wo männliche und weibliche Inflorescenzen von verschiedenem morphologischen Aufbau und verschiedener Stellung vorhanden sind, die eine Inflorescenz zum Theil die Beschaffenheit der anderen annimmt (z. B. bei Mais und Hopfen). Oder die Inflorescenz behält ihren Typus bei, und nur die Geschlechtsorgane einzelner oder aller Blüthen verwandeln sich in das andere Geschlecht (z. B. in den Hüllblättern der weiblichen Zapfen von *Carpinus* Staubgefässe statt der weiblichen Blüthe; auch bei *Salix* Staubgefässe statt des Pistills oder umgekehrt). Endlich kann in einer normal eingeschlechtigen Blüthe zu dem bleibenden Sexualorgan das sonst fehlende andere hinzutreten (androgyne Zapfen von Coniferen, androgyne Kätzchen der Salicineen).

IV. Vermehrung der Zahl der Organe.

A. Vervielfältigung der Blattorgane.

Wenn man die Stellung der Blätter des normalen Sprosses und der Theile eines normalen zusammengesetzten Blattes im Auge behält, so lässt sich finden, ob ausser den sämmtlich vorhandenen normalen Gliedern noch neue zwischen denselben, an Stellen, wo normal deren keine sich befinden, entstanden sind. Diese Erscheinung bezeichnet man als Chorise. Wenn aber an der Stelle, wo normal ein Blatt oder Blatttheil steht, zwei aufgetreten sind, deren jeder in seiner Form ungefähr dem gewöhnlichen entspricht, so redet die Morphologie von Dedoublement. In diesem Falle muss man sich vorstellen, dass an dem für das Blatt oder Blättchen bestimmten Punkte schon anfänglich statt einer zwei neue gleiche Wachsthumsrichtungen aufgetreten sind. Bleiben dieselben während der ganzen Entwicklung von einander gesondert, so stehen zuletzt zwei getrennte gleiche Organe an der Stelle. Es können aber auch die beiden neuen Wachsthumsrichtungen, sobald sie sich weiter aus dem Mutterorgan herausarbeiten, beeinflusst durch den Mangel an Raum, mit einander verschmolzen hervortreten.

Dies kann in verschiedenen Stadien der Anlegung des Organes stattfinden. Man kann sich denken, dass die beiden Höcker, welche die ersten Anlagen darstellen, schon ein Stück hervorgetreten waren, als sie da, wo sie sich am Grunde berührten, wirklich vereinigt zum Vorschein kamen. Da nun von den ersten Höckern einer Blattanlage hauptsächlich die oberen Partien des entwickelten Blattes abstammen, so muss hieraus ein Organ resultiren, welches in einem unteren Theile wie ein einfaches, weiter oben aber in zwei Stücke getheilt erscheint, die dem entsprechenden Stücke eines einfachen Blattes, beziehentlich Blättchens, analog gebildet sind. Man könnte diese Erscheinung als unvollständiges Dedoublement bezeichnen. Es lässt sich aber auch denken, dass die beiden neuen Wachsthumsrichtungen von Anfang an vereinigt auftreten, als ein einfacher Höcker, der nur breiter als gewöhnlich ist. Dann erscheint natürlich nur ein einfaches Organ, aber im Detail der Ausbildung desselben kann sich die im Ganzen unterbliebene Verdoppelung verrathen. So sind vielleicht am naturgemässesten diejenigen Fälle hierher zu stellen, wo man in Blättern mehr Mittelrippen als normal beobachtet hat. Es leuchtet ein, dass die hier bezeichneten drei Grade von Dedoublement ohne Grenze in einander übergehen. Und selbst zwischen Chorise und Dedoublement wird Derjenige keinen principiellen Unterschied erblicken, für den es kein genetisch begründetes Blattstellungsgesetz giebt, sondern der mit SCHWENDENER annimmt, dass dort, wo der Vegetationspunkt grösseren Raum bietet, zur Ausfüllung desselben auch mehr seitliche Wachsthumsrichtungen als gewöhnlich sich in denselben theilen, welche dann, je nachdem es der Raum gestattet, völlig getrennt oder mehr oder weniger genähert oder verschmolzen auftreten. Endlich ist auch noch der Fall denkbar, dass an einem einfach angelegten Blattorgane während der Ausbildung desselben eine aussergewöhnliche Neubildung eintritt, die zwar unzweifelhaft als ein Theil des Ganzen, aber in der Form des Ganzen erscheint. Dieses kann vorkommen entweder in Form einer Dichotomie an solchen Blättern, welche an der Spitze wachsen, wie die Farnwedel, die dann im unteren Theile einfach, in einer gewissen Entfernung vom Grunde sich gabelig in zwei Wedel theilen, z. B. bei *Scolopendrium vulgare*, oder in Form einer seitlichen (monopodialen) Auszweigung, wohin wahrscheinlich die sogleich zu erwähnenden überzähligen kleinen Blätter in der Nähe des Grundes der Lamina einfacher Blätter gehören.

I. Pleophyllie nennt MASTERS die Vervielfältigung des einzelnen Blattes oder seiner Theile. An der Stelle eines einfachen Blattes tritt bisweilen ein Doppelblatt auf, die Zwillinge bald getrennt, bald mehr oder weniger verwachsen, bald gleich, bald ungleich. Oder am Grunde der Lamina findet sich ein Anhängsel in der Miniaturform des Blattes. Vermehrung der Blättchen zusammengesetzter Blätter findet sich z. B. bei den Kleeblättern mit 4 bis 7 Foliola. Bei gefiederten Blättern kennt man Dedoublement des Endblättchens oder Ersatz eines Foliolum durch eine secundäre Blattspindel mit Fiederblättchen.

II. Vervielfältigung der Glieder der Wirtel und Spiralumläufe oder Polyphyllie. In der Laubblattregion kommen statt gegenständiger Blätter nicht selten dreigliederige Wirtel vor. Auch in der Hochblattregion findet sich Polyphyllie, am häufigsten aber in den Blüthenblattkreisen. Derartige Blüthen werden metaschematische genannt, weil bei ihnen der Plan des Blüthendiagramms durch die veränderten Zahlenverhältnisse ein anderer geworden ist. In der Blüthe kann Polyphyllie in allen Regionen eintreten. Im Gynäceum hat sie bei den monomeren Pistillen eine Vermehrung der Zahl derselben, bei

polymeren Pistillen eine Vermehrung der Zahl der Narben oder Griffel oder der Fruchtknotenfächer zur Folge. Auch an den Embryonen kennt man eine Polyphyllie, indem bei Dicotyledonen drei Cotyledonen beobachtet worden sind.

III. Vervielfältigung der Wirtel oder Pleotaxie. Diese Missbildung kann in der Hochblattregion eintreten in Form eines doppelten Involucrums oder in überhäufter Bildung von Deckblättern. Sehr häufig ist sie in den Blüthen. Wenn sie das Perigon oder die Blumenkrone betrifft, so entstehen gefüllte Blüthen. Auch Pleotaxie des Andröceums führt oft zur Füllung der Blüthe, wenn dabei an den Staubgefässen Petalodie eintritt.

B. Vermehrte Knospen- und Sprossbildung.

Weniger eine vermehrte, als nur eine beschleunigte Sprossbildung ist diejenige Erscheinung, wo normal angelegte Knospen vorzeitig (proleptisch) zu Sprossen auswachsen, was bei Holzpflanzen stattfindet an kräftigen Stock- und Wurzelausschlägen, oder nach vorzeitigem Verlust des Laubes durch Insektenfrass, Frost, Sommerdürre u. dgl., wenn darnach die Vegetationsbedingungen andauern. Eine solche Prolepsis ist auch das Durchwachsen der Kartoffeln, wo noch an der Mutterpflanze die Augen der Knolle zu Trieben auswachsen, die entweder dünn und gestreckt sind und Blätter bilden oder unmittelbar wieder zu kleinen Knollen (Kindelbildung) anschwellen. Diese Erscheinung zeigt sich, wenn am Ende der Vegetationsperiode der Kartoffelpflanze durch erhöhte Feuchtigkeit die Lebensthätigkeit wieder neu angeregt wird. KÜHN[1]) fand, dass die Knolle durch die Kindelbildung nicht ärmer an Stärkemehl wird, dass also das letztere von den noch vorhandenen Blattorganen neu gebildet und in der neuen Knolle abgelagert worden ist, dass dagegen, wenn das Kraut schon ganz abgestorben ist, die Kindelbildung auf Kosten des Stärkegehaltes der Mutterknolle geschieht. Letzteres ist auch der Fall, wenn die Kartoffeln in den Kellern austreiben, wobei die aus den Augen sich entwickelnden Triebe oft die Neigung haben, durch reichliche Knospenbildung sich stark zu verzweigen und auch bisweilen zu kleinen Knollen anschwellen, die man mitunter sogar innerhalb der alten Knolle gefunden hat, wenn ein Auge nach einwärts getrieben hatte.

Von den Fällen wirklicher Vermehrung der Knospen oder Sprosse sind hier diejenigen auszuschliessen, welche schon oben als Folgen von Verwundungen erwähnt worden sind, sowie diejenigen, welche durch parasitische Eingriffe verursacht werden. Die Entstehung von Knospen oder Sprossen an solchen Stellen, wo dergleichen im normalen Zustande fehlen, ist morphologisch auf verschiedene Weise möglich, und wir unterscheiden darnach folgende Fälle.

I. Polycladie oder Vermehrung der normalen Seitensprosse. Hier ist die Zahl der Achsensprossen vermehrt, entweder weil die Zahl der am Stengel stehenden Tragblätter vermehrt ist (z. B. wenn dreigliederige Blattquirle statt opponirter Blätter vorhanden sind), oder weil in der Achsel gewisser Laubblätter, die sonst keine achselständigen Triebe bilden, solche entstehen.

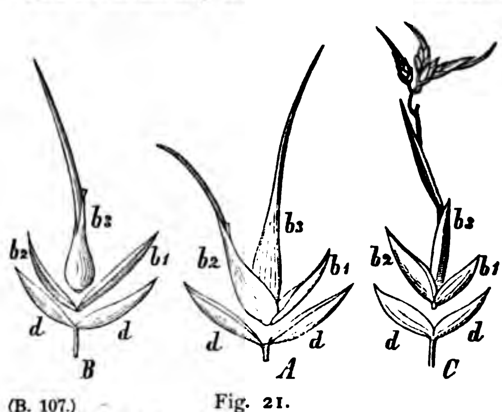
II. Dichotomie oder gabelförmige Theilung normal einfacher Achsen, d. i. die Erscheinung, wo der Stengel an irgend einer Stelle sich in zwei Stengel theilt, welche meist einen sehr spitzen Winkel bilden, einander fast ganz gleich und ebenso gebildet sind, wie es die einfache Achse über der Gabelungsstelle gewesen sein würde. Dies kommt zuweilen an laubblättertragenden Stengeln

[1]) Zeitschrift des landw. Centralver. d. Prov. Sachsen. 1868, pag. 322.

vor, häufiger an Inflorescenzachsen *(Plantago major, Digitalis,* Köpfchen von *Dipsacus, Matricaria,* Coniferenzapfen), selten an Blüthenachsen *(Rubus idaeus, Myosurus minimus).*

III. Von Sprossung *(Proliferatio)* redet man, wenn eine Achse in abnormer Weise terminale oder seitliche Sprosse hervorbringt. Wir unterscheiden demgemäss: a) Durchwachsung *(Diaphysis)*, auch wol End- oder Mittelsprossung genannt, wenn der Vegetationspunkt einer Achse, welcher im normalen Zustande durch die Bildung eines Blüthenstandes oder einer Blüthe unterdrückt ist, seine Thätigkeit wieder aufnimmt, b) Achselsprossung *(Ecblastesis)*, wenn in den Achseln von Blättern des Blüthenstandes oder der Blüthen eine Sprossbildung stattfindet, welche im normalen Zustande daselbst nicht vorhanden ist.

1. Sprossung des Blüthenstandes. Wenn Durchwachsung der Inflorescenz stattfindet, so ist der aus dem Scheitel der Hauptachse hervorgehende neue Spross entweder sogleich wieder ein Blüthenstand oder häufiger tritt er als Laubspross auf. Nicht selten hat derselbe die Neigung sich zu bewurzeln oder er ist zu einer Brutzwiebel (Bulbille) ausgebildet, welche sich von selbst ablöst, auf dem Boden Wurzel schlägt und zu einem neuen Individuum sich entwickelt. Diese Erscheinung ist einer der verschiedenartigen Fälle, die man als Lebendiggebären (Viviparie) bezeichnet. Von viviparen Gräsern gehört hierher *Poa bulbosa.* Gewöhnliche Durchwachsungen kommen auch an den Aehrchen anderer Gräser vor. Diese finden sich auch an Juncaceen, *Scirpus radicans, Plantago lanceolata.*



(B. 107.) Fig. 21.

Lebendig gebärende Aehrchen (A und B) und **Durchwachsung des Aehrchens** (C) von *Poa bulbosa.* d d Deckspelzen, b_1 erste, b_2 zweite, b_3 dritte Blüthenspelze, denen die zugehörigen oberen Blüthenspelzen fehlen. In A und B bildet die dritte Blüthenspelze b_3 das unterste zwiebelartig verdickte Blatt der Bulbille.

Dass die Durchwachsung des Blüthenstandes durch übermässige Feuchtigkeit des Mediums veranlasst werden kann, geht aus einigen Versuchen BUCHENAU's [1]) hervor, dem es gelang, Durchwachsung der Köpfchen künstlich zu erzeugen, nämlich an *Juncus supinus* dadurch, dass die Pflanze einige Zeit in einer sehr feucht gehaltenen Botanisirbüchse lag, und an *Juncus lamprocarpus* dadurch, dass er in einem Glase mit schlammigem Wasser cultivirt wurde. Spontan kommt *Juncus supinus,* wenn er in Torfgräben wächst, in die gleichen Verhältnisse und zeigt dann, wie BUCHENAU bemerkt, gewöhnlich diese Missbildung.

Bei Achselsprossung des Blüthenstandes entwickeln sich die aus den Achseln der Involucral- oder der Deckblätter kommenden Sprosse zu einer neuen Inflorescenz. So stehen z. B. in der Aehre von *Lolium* an Stelle von Aehrchen secundäre Aehren, in den Köpfchen von Compositen und Dipsaceen an Stelle der Blüthen secundäre Köpfchen, in den Trauben von Scrofularineen secundäre Trauben an Stelle von Blüthenstielen, einfache Dolden können zusammengesetzte werden etc. Oder es können auch Laubsprosse an die Stelle von Blüthenstielen treten.

2. Sprossung der Blüthen. Bei Durchwachsung *(Diaphysis)* oder

---

[1]) Abhandl. naturwiss. Ver. Bremen. 1870, pag. 392.

Mittelsprossung wächst die Blüthenachse an der Spitze unter neuer Blattbildung weiter. Das Product der Durchwachsung ist bald eine Blüthe, bald ein Blüthenstand, bald ein Laubspross. An Rosen kommt Durchwachsung in allen diesen drei Formen vor. Die Mittelsprossung kann sich auch wiederholen, so dass z. B. aus der zweiten Blüthe eine dritte hervorkommt, etc. Oft findet dabei rückschreitende Metamorphose statt, und selbst vollständige Antholyse kann eintreten. In Blüthen mit mehreren einblätterigen Pistillen oder mit einem einzigen solchen kann die Blüthenachse ohne Veränderung der zur Seite stehenbleibenden Pistille durchwachsen. Bei Blüthen mit einem einzigen mehrblätterigen Pistill stellt sich die Erscheinung je nach der Art der Placenta verschieden dar. Die Primulaceen zeigen die centrale Placenta zum neuen Terminalspross ausgewachsen, wobei die Umwandlung der Samenknospen in Blätter zu bemerken ist. Die Blüthen der Compositen, welche bald in Form eines Laubsprosses, bald eines kleinen Capitulums, seltener einer zweiten Blüthe durchwachsen, lassen ebenfalls die Blüthenachse neben der einzigen Samenknospe fortwachsen, wobei letztere bisweilen zum ersten Blatt des neuen Sprosses sich verwandelt. Bei Blüthen mit wandständigen Placenten verlängert sich die Blüthenachse ohne Betheiligung derselben. Dasselbe scheint auch immer dort die Regel zu sein, wo der mehrfächerige Fruchtknoten eine axile Placenta hat, welche von den Carpellrändern gebildet ist, wobei sich auch die unterständigen Fruchtknoten in derselben Weise verhalten. — Hierher gehören auch die sprossenden Früchte, welche dadurch zu Stande kommen, dass in diaphytischen Blüthen die einzelnen Fruchtknoten sich zu Früchten ausbilden.

Wenn die Blüthe ganz durch einen Laubspross ersetzt ist, welcher leicht Wurzel schlägt oder von selbst abfällt und am Boden sich bewurzelt, so liegt abermals ein Fall von Lebendiggebären oder (Viviparie[1]) vor. Ein solcher Spross, hier Brutknospe oder Bulbille genannt, ist entweder ganz aus zwiebelartig verdickten Niederblättern oder aus Laubblättern mit zwiebelartig fleischigen Scheiden gebildet von denen die entwicklungsfähige Knospe umgeben ist. Pflanzen, deren Blüthen in solche Brutknospen verwandelt sind und daher keine Samen bringen, vermehren sich durch jene. Gewisse Pflanzenarten entwickeln bekanntlich regelmässig ausser Blüthen solche Brutknospen. Als Abnormität tritt die Erscheinung unter den Gräsern bei den *varietates viviparae* ein; so bei *Poa alpina*, *laxa* und *minor*, bei *Phleum pratense*.

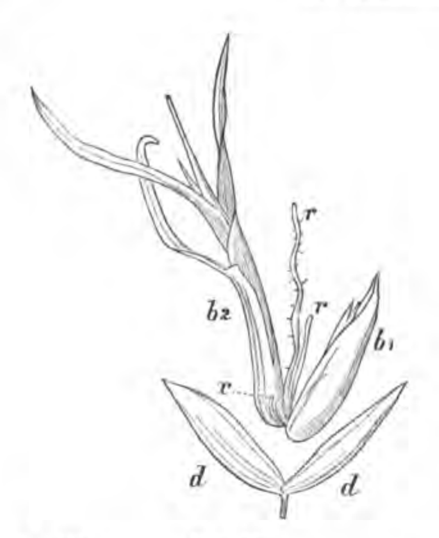
Auch bei der Achselsprossung der Blüthen *(Ecblastesis)*, bei welcher die Sprossen aus der Achsel von Blüthenblättern entspringen und durch ihre seitliche Stellung von der Mittelsprossung unterschieden sind, und wobei ebenfalls häufig Fehlschlagen gewisser Blüthentheile, rückschreitende Metamorphose oder zugleich Diaphysis stattfindet, ist der Spross bald ein Laubspross, bald ein Blüthenstand, bald eine mehr oder minder vollständige Blüthe, welche bald auf langem Stiele hervorsteht, bald in der Blüthe sitzt, so dass letztere nur aus vermehrten Blättern zu bestehen scheint. Auf diese Weise können ebenfalls gefüllte Blüthen entstehen.

An den Samenknospen kommen ebenfalls Sprossungen in Form von Blüthen oder Laubsprösschen vor. Sie werden in der Morphologie besprochen.

Den Sprossungen anzureihen sind die von Leitgeb[2]) beobachteten verzweigten

[1]) Die sehr verschiedenartigen Verhältnisse, die man überhaupt mit diesem Ausdruck bezeichnet, hat A. Braun (Abhandl. Berl. Akad. 1859. pag. 174 ff.) zusammengestellt; wir verstehen hier den Begriff nur im obigen Sinne.

[2]) Mittheil. der naturwiss. Ver. f. Steiermark. 1876, und Bot. Zeitg. 1875. pag. 747.



(B. 108.) Fig. 22.

Lebendig gebärende Aehrchen von *Poa alpina.* dd Deckspelzen. b_1 die erste unveränderte Blüthe mit zwei Blüthenspelzen. b_2 die zweite Blüthe in eine Brutknospe umgewandelt. rr Rudiment einer dritten Blüthe. x Würzelchen der Brutknospe.



(B. 109.) Fig. 23.

Lebendiggebärendes Aehrchen von *Phleum pratense.* dd Deckspelzen. p_1 untere, p_2 obere Blüthenspelze; zwischen beiden die aus der Umwandlung der Blüthe hervorgegangene Brutknospe.

Mooskapseln und sprossenden Hüte von *Marchantia,* wo an Stelle der Archegonien die der Gattung eigenthümlichen Brutknospenbehälter oder kleine mit letzteren versehene Laubsprosse sich bilden.

V. Anomalien der Anordnung der Pflanzentheile.

Bald für sich allein, bald in Begleitung anderer Bildungsabweichungen treten Unregelmässigkeiten in der gegenseitigen Anordnung der Theile ein. Solche ergeben sich 1. wenn seitliche Glieder in regelwidriger Stellung am Mutterorgane angelegt werden (Stellungsänderungen), 2. wenn Pflanzentheile, welche normal getrennt sind, mit einander verwachsen (Verwachsungen), 3. wenn mit einander verwachsene Organe sich trennen (Trennungen).

1. Die abnormen Stellungsveränderungen seitlicher Glieder können erstens Veränderungen ihres horizontalen Abstandes, also ihrer Divergenz sein. Solche sind mit jeder Vermehrung der Gliederzahl eines Wirtels oder Spiralumlaufes verbunden, treten daher in bedeutendstem Grade bei den Verbänderungen (S. 438) der Stengel ein.

Diese Stellungsänderungen sind besonders geeignet, um SCHWENDENER's mechanische Erklärung der Stellung seitlicher Organe zu unterstützen, indem sie sehr deutlich zeigen, wie keine genetisch begründete bestimmte Stellung die Anordnung der seitlichen Organe beherrscht, sondern wie bei der vergrösserten Oberfläche des verbänderten Stengels und der gleichgebliebenen Querschnittsgrösse der seitlichen Organe, nach dem Principe der möglichsten Raumausnutzung und des unmittelbaren Anschlusses jeder neuen Anlage an die nächst benachbarten nothwendig die Zahl der seitlichen Organe (resp. der Zeilen, die dieselben bilden) zunehmen muss. An fasciirten Wickeln von *Myosotis stricta* finde ich die beiden Reihen alternirender Blüthen an den Rändern des Bandes; aber in dem freien Raume auf der Mitte desselben an der convexen Seite noch eine dritte Reihe von Blüthen, während die andere Seite, welche in der Knospe

eingerollt ist und daher für die Anlage seitlicher Glieder keinen Raum bietet, auch hier trotz ihrer Breite ohne Blüthen ist.

Die longitudinalen Verrückungen der Blätter und seitlichen Sprossen an der Mutterachse betreffen theils Quirle, deren Glieder dadurch auseinandergeschoben werden, theils spiralig geordnete Organe, in welchem Falle die Internodien länger oder kürzer als im normalen Zustande erscheinen oder auch so weit verkürzt bleiben, dass die Stellung einem Quirl sich nähert.

2. Bei den teratologischen Verwachsungen dürfte meistens der auch sonst gewöhnliche Fall vorliegen, dass keine wahre Verwachsung isolirt angelegter Theile stattfindet, sondern die Theile schon als ein vereinigtes Organ hervortreten oder nur in der ersten Anlage ilolirt erscheinen, indem frühzeitig der zwischen ihnen befindliche Raum an dem Hervorwachsen Theil nimmt. Dagegen sind diejenigen Fälle, bei denen Organe im oberen Theile vereinigt, im unteren organisch getrennt (nämlich nicht späterhin zerrissen) sind, aus einer bald nach der Entstehung eingetretenen wirklichen Verwachsung zu erklären. Beides kommt vor und zeigt sich besonders da, wo die Theile sehr nahe bei einander angelegt worden sind und zugleich einem gewissen Drucke in der Knospe ausgesetzt waren. Theile von Laubblättern oder je zwei ganze benachbarte Laubblätter kommen in verschiedener Weise verwachsen vor. In den Blüthen können Blätter eines und desselben Cyclus mit einander verwachsen; dadurch können z. B. eleutheropetale Blüthen gamopetal werden. Auch kommen Verwachsungen zwischen Blättern vor, die an einer Achse über einander stehen, ebenso zwischen Blatt- und Achselspross. Achsen, und zwar Hauptachse mit Seitenachsen oder mehrere Seitenachsen untereinander können verwachsen zu einer bandförmigen Vereinigung. Ferner kommt vor eine Verwachsung von Knospen (Synophthie), wenn diese sehr dicht neben einander angelegt werden, und Verwachsung der Blüthen (Synanthie), welche zwischen zwei oder mehreren stattfindet und entweder nur äusserlich ist, indem die Blüthen nur mit ihren äusseren Hüllen zusammenhängen, oder vollständig ist, wobei die homologen Theile der Blüthen sich aneinander schliessen und das Ganze wie eine Blüthe erscheinen kann. Verwachsung von Früchten (Syncarpie) rührt her entweder von einer Synanthie und tritt dann wieder in den verschiedensten Graden auf, oder von einer späteren Vereinigung der Fruchtknoten nicht synanthischer Blüthen, wenn die reifenden Früchte nahe bei einander stehen und bei der Zunahme ihres Umfanges sich drücken.

Die Hüte von Hymenomyceten kommen bisweilen, besonders wenn sie in grosser Anzahl und dicht beisammen angelegt sind, verwachsen vor; je zwei können entweder mit ihrem Strunk oder mit den Oberseiten der Hüte an einander gewachsen sein.

3. Trennungen von Organen, welche im normalen Zustande verwachsen sind, kommen häufig bei Füllungen oder bei Chloranthien oder auch für sich allein in den Blüthen vor. Sie finden sowol zwischen den verwachsenen Blättern eines und desselben Wirtels statt, indem z. B. gamopetale Corollen aufgeschlitzt oder eleutheropetal erscheinen, als auch zwischen zwei aufeinanderfolgenden normal verwachsenen Wirteln, indem z. B. die Staubgefässe von der Corolle sich lösen.

VI. Verminderung der Zahl und Grösse der Organe oder Bildungshemmungen.

Es kommt oft vor, dass wenn gewisse Theile abnorm vergrössert oder vermehrt sind, dafür andere ihnen benachbarte Organe verkümmern. Man muss zweierlei Bildungshemmungen unterscheiden: 1. das Fehlschlagen *(abortus)* welches vollständiges Fehlen des ganzen Organes zur Folge hat, also in einem Unterbleiben sogar der ersten Anlage desselben besteht. 2. Atrophie, Verkümmern oder rudimentäre Bildung, wobei das Organ zwar angelegt aber in einem mehr oder minder frühen Zustande nicht weiter ernährt und ausgebildet worden und daher in Form eines Rudimentes verblieben ist. Selbstverständlich sind beide Erscheinungen durch eine scharfe Grenze nicht zu scheiden. Sie kommen so gut wie ausschliesslich in den Blüthen, in Begleitung verschiedener anderweiter Bildungsabweichungen vor.

D. Folgen der Trockenheit des Bodens.

Wasser ist für das Pflanzenleben unentbehrlich. Wenn der Gehalt des Bodens an Waser unter einen gewissen Grad sinkt, so ergeben sich Störungen des Lebensprozesses oder krankhafte Erscheinungen. Und zwar sind die Folgen verschieden, je nachdem die Entwicklung der Pflanze unter günstigen Feuchtigkeitsverhältnissen begonnen hat und darnach von einer Periode grossen Wassermangels unterbrochen wird, oder schon von der Keimung an während ihrer ganzen Dauer bei starker, wenn auch nicht tödtlicher Trockenheit verläuft. Der erste Fall hat ein Absterben gewisser Theile der bis dahin normal gebildeten Pflanze zur unmittelbaren Folge, im letzteren Falle dagegen setzen die Pflanzen zwar ihre Entwicklung fort, aber in Zwergformen.

A. Tödtung durch Dürre.

1. Störung der Keimung. Ohne Anwesenheit tropfbarflüssigen Wassers keimen Samen nicht. Hat die Keimung einmal begonnen und ist bis zum Hervortreten der ersten Keimtheile fortgeschritten, so ist eine Austrocknung der Keimpflänzchen von schädlichem Einflusse. Die hervorgetretenen Wurzeln sterben dann ab, und wenn bereits die Plumula sich zu entwickeln begonnen hat, so vertrocknen auch die äusseren Blätter derselben. Ueberschreitet die Dürre eine gewisse Grenze und Dauer nicht, so findet bei erneuerter Wasserzufuhr eine Wiedererweckung der Keimkraft statt.

Bei Monokotylen bilden sich in diesem Falle aus dem ersten Knoten, bei Dicotylen, welche durch das Austrocknen die Pfahlwurzel verlieren, aus dem hypocotylen Gliede rasch neue Adventivwurzeln, und die jüngern Blätter der Plumula entwickeln sich. NOWACZEK[1]) hat keimende Samen wiederholt bei 15 bis 20° C. ausgetrocknet, nachdem jedesmal durch Wasserzufuhr der Keimungsprozess wieder begonnen hatte und neue Wurzeln gebildet waren, und hat dies mehrere Male wiederholen müssen, ehe an allen Versuchspflanzen die Entwicklungsfähigkeit aufhörte. Am wiederstandsfähigsten gegen die Dürre zeigte sich die Keimung des Hafers, nächstdem Gerste, Weizen und Mais; eher starben Raps, Lein, Klee, Erbsen. Wenn Samen oberflächlich liegen und zur Zeit der Keimung trockenes Wetter herrscht, so treten diese Erscheinungen häufig ein.

2. Welken. Wenn eine im Boden eingewurzelte Pflanze in einer gegebenen Zeit nicht so viel Wasser aus dem Boden aufzunehmen vermag, als sie in der-

[1]) Cit. in BIEDERMANN's Centralbl. f. Agriculturchemie. 1876. I. pag. 344.

selben Zeit durch Transpiration an den ausserhalb des Bodens befindlichen Theilen Wasser in Dampfform verliert, so vermindert sich der Gehalt ihres Körpers an Wasser. Die Folge ist, dass die Zellen der saftreicheren Gewebe ihren Turgor verlieren und somit eine Erschlaffung des ganzen Pflanzentheils eintritt, welche als welker Zustand allgemein bekannt ist. Am auffallendsten wird diese Erschlaffung an solchen Pflanzentheilen, deren meiste Zellen saftreichen Inhalt, dünne, zarte Membranen haben und zugleich stark transpiriren, weil hier der Turgor der Zellen allein die Ursache der Straffheit der Blätter, Internodien, etc. ist. Pflanzentheile dagegen, welche aus überwiegend festeren und härteren Geweben (stark entwickelter Cuticula, kräftigem Hypoderma, vielen oder starken Fibrovasalsträngen) bestehen, zeigen auch bei grossem Wasserverlust doch keine eigentliche Erschlaffung, weil die Beschaffenheit der genannten Gewebe den Theilen ihre Steifheit bewahrt. Solche Pflanzen vertrocknen endlich, ohne vorher zu welken.

Welke Pflanzentheile können wieder turgescent werden, wenn das richtige Verhältniss zwischen Wasseraufsaugung und Transpiration wiederhergestellt wird. Dieser Erfolg ist jedoch nur möglich, wenn der Wasserverlust des Pflanzentheiles einen gewissen Grad nicht überschritten hat. War die Welkheit stärker, so wird der Theil nicht wieder frisch, auch wenn für reichliche Wasserzufuhr und für Verminderung der Verdunstung gesorgt ist. Solche Theile erschlaffen vielmehr unaufhaltsam weiter, sterben und trocknen allmählich ab. Je nach Umständen kann auf diese Weise entweder die ganze Pflanze zu Grunde gehen, oder sie verliert nur die stärkst gewelkten Theile, also die Mehrzahl der ausgebildeten Blätter, während die jüngeren, noch nicht völlig erwachsenen und entfalteten Blätter sich erholen. Diese Erscheinung kann zweierlei Gründe haben. Erstens lehrt die Physiologie, dass die Leitungsfähigkeit des Holzes für Wasser in der lebendigen Pflanze dadurch verloren geht, dass das Holz übermässig austrocknet und die Leitung eine Zeit lang wirklich unterbrochen wird. Zweitens ist für lebendige Zellen ein Verlust ihres Wassers, der eine gewisse Grenze überschreitet, an sich tödtlich. Nur die Flechten und die meisten Moose können ohne zu sterben den grössten Theil ihres Vegetationswassers eine Zeit lang verlieren. Wenn die Oberfläche des Gesteins, der Baumrinde und des Bodens, den diese Pflanzen bewohnen, austrocknet, so schrumpfen dieselben zusammen, werden dürr und spröde, aber leben dennoch wieder auf, sobald Feuchtigkeit eintritt.

Da die Verarmung des Pflanzenkörpers an Wasser bedingt ist durch das relative Verhältniss der Transpiration und der Wasseraufnahme, so wirken alle äusseren Einflüsse, welche die Transpiration vermindern, dem Welken entgegen. So tritt in einer mit Wasserdampf gesättigten Luft kein Welken ein. Erschlaffte Pflanzen werden wieder frisch, ohne dass dem Boden Wasser zugeführt wird, wenn der Gehalt der Luft an Wasserdampf zunimmt, also z. B. wenn man sie mit einer Glasglocke bedeckt oder in die feuchte Luft eines Gewächshauses stellt, zum Theil auch schon, wenn man sie mit Wasser bespritzt. Darum werden auch Freilandpflanzen, die am Tage wegen Bodentrockenheit welk geworden sind, während der Nacht wieder frisch. Dies ist einestheils die Folge des grösseren Feuchtigkeitsgrades der Luft zur Nachtzeit, anderentheils des Umstandes, dass Einwirkung des Lichtes die Transpiration beschleunigt, Dunkelheit sie verlangsamt.

Dass und warum die verschiedenen Pflanzenarten einem und demselben Feuchtigkeitsgrade des Bodens und der Luft gegenüber sehr ungleich sich verhalten, nämlich dass Pflanzen mit stark entwickeltem oder tief in den Boden eindringendem Wurzelsystem, ferner Holzpflanzen, und ganz besonders Succulenten der Trockenheit länger widerstehen, sowie dass bei mechanisch beschädigten oder an einer Krankheit leidenden oder wegen Kälte des Bodens ungenügend

functionirenden Wurzeln leichter Welken eintritt, sind Thatsachen, die theils selbstverständlich sind, theils in der Physiologie ihre Erörterung finden.

3. Sommerdürre. Verscheinen des Getreides. Wenn eine vollbelaubte Pflanze während der Sommerperiode von einer Trockenheit betroffen wird, die keinen unmittelbar verderblichen hohen Grad hat, jedoch lange anhält, so ist die Folge auch nicht die acute Form, bei welcher der Tod durch ein rapides Abwelken herbeigeführt wird, sondern es tritt eine chronische Krankheitsform ein, welche durch eigenthümliche Symptome charakterisirt ist. Man kann diese Krankheit passend als Sommerdürre, oder indem man sich des Ausdruckes bedient, unter welchem dieselbe dem Landwirth am Getreide bekannt ist, als Verscheinen der Pflanzen bezeichnen. Die Blätter werden vom untersten des Stengels beginnend, der Altersfolge nach eines nach dem andern total gelb, wobei bisweilen zugleich stellenweis braune Flecken sich bilden; zuletzt werden sie allmählich trockener und sind endlich vollständig dürr und todt. Am einzelnen Blatte, besonders deutlich bei den Gräsern, beginnt die Verfärbung an der Spitze und schreitet allmählich bis zur Basis fort, so zwar, dass die Krankheit an der Spitze des nächsten Blattes schon beginnt, wenn sie an den vorangehenden noch nicht bis zur Basis gelangt ist.

Einjährige Pflanzen, wie z. B. Getreide, können schon in einer frühen Periode, ungefähr zur Blüthezeit, von der Krankheit betroffen werden; die Pflanze wird dann gelb wie zur Zeit der Reife, der Halm stirbt ab; es wächst dann manchmal noch ein seitlicher Bestockungstrieb aus, der aber auch bald von demselben Schicksal ereilt wird, wenn die trockene Witterung anhält. Perennirende Gräser verlieren, wiewol erst bei stärkerer Dürre, unter den gleichen Erscheinungen ihre oberirdischen Sprosse; Grasplätze sehen dann verdorrt aus. Aber hier halten die perennirenden Theile lange lebensfähig aus; bei Eintritt von Feuchtigkeit bringen sie wieder grüne Triebe hervor. Für Holzgewächse ist der Verlust des Laubes durch Sommerdürre ebenfalls nicht tödtlich; Zweige und Knospen bleiben unbeschädigt, und bisweilen belauben sie sich und blühen theilweis schon im Herbst wieder, wenn die Witterung feuchter wird. Nur eine ungewöhnlich lange Dürre zieht auch für solche Pflanzen den Tod nach sich. Aber das vorzeitige Absterben des assimilirenden Laubkörpers hat jedenfalls eine mangelhaftere Holzbildung, nämlich einen vorzeitigen Abschluss des neuen Holzringes und ausserdem wol auch unvollständigere Bildung von Reservenährstoffen in Stamm und Zweigen zur Folge, abgesehen von dem Substanzverluste, der durch die in voller Vegetationsthätigkeit verloren gehenden Blätter bewirkt wird.

Ueber die Natur des Verscheinens und seinen Zusammenhang mit der Trockenheit des Bodens sind wir noch sehr ungenügend unterrichtet. Dass man die Krankheit mit der herbstlichen Entfärbung und Entleerung der Blätter verglich, hat KRAUS[1]) bezüglich der Holzgewächse als einen Irrthum bezeichnet, indem er zeigte, dass die am Blattgrunde im Herbste sich bildende Trennungsschicht, welche den Blattfall vorbereitet, hier nicht gebildet wird, weshalb die durch Sommerdürre getödteten Baumblätter den ganzen Winter am Zweige hängen bleiben, ferner dass das Mesophyll zwar ebenso wie in den herbstlichen Blättern keine Spur von Stärkemehl, aber noch das anscheinend unverminderte, aber desorganisirte Protoplasma in den Zellen enthält. In sommerdürren Blättern von Gerste und Hafer finde ich einen ähnlichen Sachverhalt.

Die oben erwähnten braunen Blattflecken beruhen auf einer Braunfärbung der Zellmembranen, namentlich der Aussenwand der Epidermiszellen, welche auf einem gewissen Areal diese Farbe annimmt, besonders intensiv erscheinen dann gewöhnlich die Spaltöffnungszellen gebräunt. Von der Epidermis aus kann die Färbung auch mehr oder weniger tief ins innere Gewebe sich erstrecken, sowol auf die angrenzenden Zellen eines Fibrovasalstranges, als auch des Mesophylls. Pilze sind, wenigstens im Anfange der Verfärbung, nicht vorhanden; jedoch erscheinen sehr bald, wie auf allen abgestorbenen an der Luft befindlichen

[1]) Bot. Zeitg. 1873, No. 26 u. 27.

vegetabilischen Theilen, besonders Grasresten, einzelne aufgeflogene und in Keimung begriffene Sporen von *Cladosporium* und *Sporidesmium*, aus denen sich manchmal späterhin, wenn der Tod des Blattes eingetreten ist, die bekannten schwarzbraunen fructificirenden Räschen dieser Pilze entwickeln, welche hiernach in keiner Beziehung zur Krankheit stehen. Ueber die stofflichen Verhältnisse des sommerdürren Blattes liegt ausser dem angegebenen mikroskopischen Befunde nur folgende Analyse MÄRKER's vor, welche von KRAUS (l. c.) mitgetheilt wird, und die Procente, auf Trockensubstanz bezogen, von sommerdürren und herbstlichen Blättern eines und desselben Strauches von *Syringa* gegenüberstellt.

	Sommerdürre.	Herbstliche Blätter.
Stickstoff	1,947	1,370
Phosphorsäure	0,522	0,373
Kali	2,998	3,831
Kalk	1,878	2,416
Mineralstoffe	8,028	9,636

Diese Zahlen zeigen, dass dem Baume durch diese Krankheit fast doppelt soviel Stickstoff und Phosphorsäure als durch die herbstliche Entlaubung verloren geht. Dies wird dadurch erklärlich, dass beim Eintritt der Sommerdürre die Zellen des Mesophylls im Vollbesitze ihres Protoplasma vom Tode ereilt werden, während bekanntlich vor dem Laubfall im Herbste die Baustoffe des Protoplasma zum grossen Theil wieder aus dem Blatte in die Zweige zurückwandern. Aber nicht berechtigt ist der Schluss, den KRAUS weiter aus jenen Zahlen zieht, nämlich, »dass in den sommerdürren Blättern sowol das Kali als das Stärkemehl auswandern, ganz so, wie vor dem herbstlichen Blattfall.« Das Fehlen des Stärkemehls im sommerdürren Blatte kann, aber muss nicht so erklärt werden, denn in einem kranken Blatte könnte die Stärke auch auf andere Weise, z. B. durch Desorganisation unter Mitwirkung der Athmung zerstört werden; übrigens findet überhaupt keine oder nur eine beschränkte Bildung von Stärkemehl durch Assimilation in solchen Blättern statt, die schon seit langer Zeit sich zu verfärben, also ihr Chlorophyll zu verlieren begonnen haben. Bezüglich des Kalis aber wäre jene Behauptung doch offenbar nur dann erwiesen, wenn man wüsste, dass in dem sommerdürren Blatte überhaupt jemals mehr Kali gewesen ist. Dafür fehlt jeder Beweis. Ich fasse vielmehr das Verscheinen auf als Symptom einer ungenügenden Ernährung, als Folgen der mit der mangelhaften Feuchtigkeit des Bodens zusammenhängenden ungenügenden Zufuhr mineralischer Nährstoffe, was freilich erst durch vergleichende Aschenanalysen normaler Blätter derselben Pflanze vom gleichen Standort und von gleicher Entwicklungsperiode bewiesen werden müsste. Die obigen Zahlen sind, soweit sie sich überhaupt vergleichen lassen, mit dieser Auffassung im Einklang: die sommerdürren Blätter sind ärmer an Kali, Kalk und anderen mineralischen Nährstoffen als die gesunden. Dass Phosphorsäure und Stickstoff in den sommerdürren Blättern in grösserer Menge enthalten sind als in den Herbstblättern, kommt daher, dass diese Stoffe vor dem herbstlichen Laubfall aus den Blättern zurückwandern. Das beweist aber nicht, dass nicht auch von diesen Stoffen in den kranken Blättern weniger vorhanden ist, als in den gesunden aus derselben Entwicklungsperiode. Man würde mit dieser Annahme die Veränderungen begreifen können, die sich als Symptome beim Verscheinen einstellen: nicht bloss die Desorganisation gewisser organisirter Gebilde in den Zellen, sondern auch die geschilderte Succession, in welcher dieselbe an den Organen stattfindet.

B. Zwergwuchs oder Verzwergung (Nanismus).

Wenn der Boden denjenigen Grad dauernder Trockenheit, welcher an einer normal erwachsenen Pflanze Verscheinen zur Folge haben würde, schon von der Zeit der Keimung an hat, so findet eine Entwicklung bis zur Samenreife und ohne die krankhaften Symptome des Verscheinens statt, aber in einer auffallend veränderten Form, nämlich unter bedeutender Reduction der Zahl und der Grösse der einzelnen Organe: die Pflanzen erscheinen als Zwerge. Das durch die spärliche Feuchtigkeit in die Pflanze beförderte geringe Quantum von Boden-

nährstoffen, welches die in normalen Grössen entwickelten Organe nicht zu ernähren und zu erhalten vermag, reicht doch hin zur Production einer sehr geringen Menge pflanzlicher Substanz, also auch zur vollständigen Entwicklung einer Pflanze, welche von vornherein in äusserst reducirten Grössenverhältnissen sämmtlicher Theile angelegt ist und somit nur zu einer äusserst geringen Massenentwicklung gelangt. Die Zwerge erscheinen daher, abgesehen von ihren Dimensionen, gesund und zu allen Lebensfunctionen fähig, sie durchlaufen alle Stadien der normalen Entwicklung, indem sie bis zur Bildung keimfähiger Samen gelangen. Im Allgemeinen ist an einer und derselben Species unter sonst gleichen Verhältnissen die Reduction um so beträchtlicher, je geringer die Wasserzufuhr, je dürrer die Bodenstelle ist. Thatsächlich finden sich denn auch alle Grössenstufen von der normalen Statur einer Pflanze bis zu den winzigsten Individuen.

Die Formbildung der auf dürrem Boden gekeimten Pflanzen geschieht im Allgemeinen in proportionalen Verkleinerungen der einzelnen Organe, so dass die Zwerge Miniaturformen der Species darstellen. Jedoch gilt dies Gesetz streng genommen nur für die oberirdischen vegetativen Organe; das Wurzelsystem einer Zwergpflanze ist zwar absolut kleiner, aber relativ weit grösser als im normalen Zustande; wären die Wurzeln von proportionaler Grösse mit den oberirdischen Organen, so würde kaum eine genügende Befestigung im Boden möglich sein; vielmehr macht es den Eindruck, als suchte die Zwergpflanze mit den Wurzeln annähernd tief in den Boden einzudringen, wie die normale Pflanze und durch die relativ grössere Wurzelentwicklung die geringe Wasserzufuhr, die der dürre Boden den einzelnen Wurzelorganen spendet, einigermaassen auszugleichen. Ferner verkleinern sich die Blüthen meist nicht in demselben Verhältniss; eher vermindert sich die Zahl derselben, und es kommt dabei oft zur Reduction in der Zahl der Elemente einer Inflorescenz, durch welche der Gattungstypus ganz verwischt werden kann. Noch weniger proportional folgt der Samen in der Verkleinerung den übrigen Theilen nach, was bei den kleinsten Zwergen am meisten hervortritt; er verliert zwar auch merklich, aber mässig an absoluter Grösse. Ist die Frucht einsamig, wie die Körner der Gramineen, so gilt das eben Gesagte auch von ihr; ist sie typisch vielsamig, wie z. B. die Schötchen von Cruciferen, so verkleinert sie sich beträchtlicher und bildet weniger Samen. Jedoch habe ich nie finden können, dass ein Zwerg nur einen einzigen Samen angelegt hätte; bei den kleinsten Formen, die ich antraf, waren wenigstens zwei Samen vorhanden, so dass es scheint, als sei das Gesetz der Multiplication der Keime durch nichts zu erschüttern.

Messungen zum Belege für das eben ausgesprochene morphologische Gesetz der Verkleinerung beim Zwergwuchs finden sich in meinen »Krankheiten der Pflanzen«. Hier sei davon nur erwähnt, dass z. B. bei *Panicum sanguineum* die enorme Verkleinerung der oberirdischen vegetativen Organe (bei gleichbleibender Grösse der Aehrchen) gegenüber den unterirdischen besonders in die Augen springt, wenn man den Quotient der Gesammtwurzellänge (bei Zwergen 46,5 Millim., bei normalen Pflanzen 2550 Millim.) durch die Gesammtstengellänge (bei Zwergen 11 Millim., bei normalen Pflanzen 3600 Millim.) nimmt, welcher bei den Zwergen 5, bei der normalen Pflanze 0,7 beträgt, oder den Quotient aus der Wurzellänge durch den ungefähren Gesammtflächenraum aller Blätter (in Quadratmillimetern 42 bei den Zwergen, 1500 bei den normalen Pflanzen), welcher bei den Zwergen zu 1,1, bei der normalen Pflanze zu 0,17 sich berechnet, wonach also die Wurzellänge im Verhältniss zu den Wurzeln und Blättern bei den Zwergen ungefähr 7 Mal grösser ist. In gleicher Weise berechnet sich bei *Draba verna* ein relativ 10 Mal grösseres Wurzelsystem bei den Zwergen als bei der normalen Pflanze. Für weitere morphologische Eigenthümlichkeiten, die an Zwergen zu beobachten sind, besonders hinsichtlich der Blüthen und Inflorescenzen, sei auf mein ausführlicheres Werk verwiesen.

Hinsichtlich der Elementarorgane der Zwerge ist der wichtigste Satz, dass die Verkleinerung derselben nicht entfernt in demjenigen Verhältniss geschieht, welches der Reduction der ganzen Organe entsprechen würde; sie erscheinen wenn nicht ganz in der normalen Grösse, so doch nur unbedeutend kleiner; mit anderen Worten: die Kleinheit der Organe kommt vorwiegend auf Rechnung der geringen Anzahl der Zellen. SORAUER[1]) hat es schon ausgesprochen, dass die

[1]) Bot. Zeitg. 1873, pag. 153.

grösseren Dimensionen der Blätter der Gerste bei stärkerer Wasserzufuhr theilweis durch Vermehrung der Zellen, theilweis durch grössere Ausdehnung derselben bedingt werden, dass mit der Breite des Blattes die Zahl der Fibrovasalbündel desselben wächst (vergl. Fig. 22 C und D); ferner fand er die Epidermiszellen bei 10 % Wasser am kürzesten, bei 60 % am längsten, das Gleiche hinsichtlich der Spaltöffnungen, welche in $\frac{1}{400}$ Millim. ausgedrückt bei 10 % Wasser 16,2, bei 20 % 16,9, bei 40 % 18 und bei 60 % 19,3 lang waren; dagegen die Zahl der Spaltöffnungen auf einer bestimmten Fläche um so geringer, je mehr Wasser die Pflanze erhielt (weil durch die grösseren Epidermiszellen die Spaltöffnungen weiter von einander gerückt werden). Hierher gehört auch die relativ bedeutende Grösse der Trichome bei den Zwergen, z. B. bei *Draba*, wo nur deren wenige an der Spitze des Blattes stehen (Fig. 22 C). Auch für diese anatomischen Verhältnisse sind Zahlenangaben in meinem Buche: »Krankheiten der Pflanzen« zu finden.

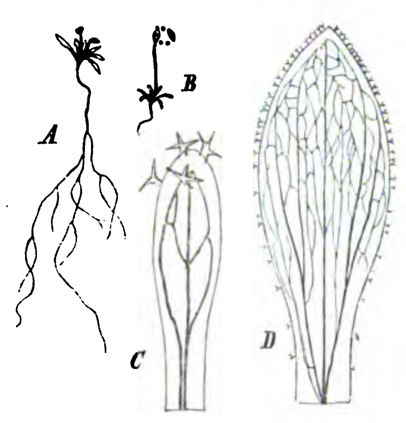


Fig. 22. (B. 110.)

Zwerge von *Draba verna*. A blühende Pflanze mit dem vollständigen Wurzelsystem, einem einblüthigen Stengel und einigen Wurzelblättern. Wenig vergrössert. B fruchttragende Pflanze, mit einem aufgesprungenen mehrsamigen Schötchen. Wenig vergrössert. C Blatt eines Zwerges mit wenigen Haaren an der Spitze und den vollständigen Fibrovasalsträngen. Vergr. D Blatt einer normalen Pflanze, mit zahlreichen Haaren und mit dem vollständig gezeichneten System der Nerven. Schwach vergrössert.

Dass Zwergwuchs durch constante Trockenheit des Bodens verursacht werden kann, wird schon durch das spontane Vorkommen von Zwergen angezeigt. »*Plantae omnes in terra sterili, exsucca, arida minores*« lehrte bereits LINNÉ. Man findet Zwerge besonders auf kahlen und exponirten, also der Austrocknung am stärksten ausgesetzten Stellen, und unter allen Bodenarten am häufigsten auf Sandboden. SORAUER (l. c.) hat diesen Satz bewiesen durch vergleichende Gerstenculturen, welche in gleichem Boden und unter übrigens gleichen Verhältnissen stattfanden und sich nur durch das dem Boden zugeführte Quantum destillirten Wassers unterschieden. Die mit der Verminderung der Wasserzufuhr abnehmende Grösse der Pflanzen zeigt sich besonders in den Dimensionen der Blattfläche. Wo der Boden 60 % seiner wasserhaltenden Kraft an Bodenfeuchtigkeit erhielt, wurde dieselbe im Mittel 182,2 Millim. lang und 9,4 Millim. breit, bei 40 % Wasser im Mittel 166,27 lang und 9,1 breit, bei 20 % Wasser 138,7 lang und 6,87 breit, endlich bei nur 10 % Feuchtigkeit 93,7 lang und 5,6 breit.

E. Krankheiten in Folge ungeeigneter Mengenverhältnisse der Pflanzennährstoffe des Bodens.

Von den chemischen Bestandtheilen, aus welchen der Vegetationsboden zusammengesetzt ist, oder welche in den tellurischen Gewässern aufgelöst sind, ist, wenn die nur ausnahmsweise vorhandenen Gifte zunächst unberücksichtigt bleiben, die Gesundheit der Pflanze insofern abhängig, als es sich hier um eine Reihe wichtiger Pflanzennährstoffe handelt. Bei diesen ist es vor allem die Unentbehrlichkeit für die Ernährung, welche einen Mangel an denselben als schädlich für die Pflanze erscheinen lässt. Aber auch ein zu hoher Concentrationsgrad der der Pflanze dargebotenen Auflösung von Nährstoffen kann nachtheilige Folgen haben.

I. Krankheiten in Folge des Mangels der Nährstoffe.

Für jeden der im Boden und in den Bodengewässern vorhandenen Nährstoffe können wir die Krankheit oder die Störung in der Entwicklung der Pflanze

angeben, welche durch das Fehlen desselben hervorgerufen wird. Es braucht hier nur an die in der Pflanzenphysiologie näher zu besprechenden echten oder unentbehrlichen Nährstoffe, als welche wir überhaupt die Elemente Kohlenstoff, Wasserstoff, Sauerstoff, Stickstoff, Schwefel, Phosphor, Kalium, Calcium, Magnesium und Eisen kennen, erinnert sowie auf die ebenfalls auf jenem Gebiete zu führende Controverse, ob auch Chlor und Natrium für gewisse Pflanzen diese Bedeutung haben, verwiesen zu werden. Ebenso ist es Sache der Ernährungsphysiologie zu lehren, dass die chemischen Verbindungen, in welchen diese Elemente der Pflanze als Nahrung geboten werden müssen, bestimmte sind, so namentlich, dass der Kohlenstoff den chlorophyllführenden Pflanzen nur als Kohlensäure, den chlorophylllosen, als Saprophyten oder Parasiten lebenden Pflanzen nur in Form gewisser organischer Verbindungen, wie solche sich in den von diesen Pflanzen bewohnten Substraten finden, geliefert werden kann, und dass die chlorophyllführenden Pflanzen die übrigen genannten mineralischen Elemente in Form eines salpetersauren oder Ammoniaksalzes und als schwefel- und phosphorsaure Kali-, Kalk-, Magnesia- und Eisensalze beanspruchen. Wir müssen uns hier auf folgende Sätze beschränken. Wenn die eben genannten Nährsalze dem Boden oder dem Wasser, worin die Pflanze wurzelt, sämmtlich fehlen (wenn die Pflanzen in reinem Sand oder in destillirtem Wasser wachsen), so stockt nach Vollendung der Keimung die Entwicklung bald oder setzt sich in auffallend kümmerlicher Weise fort und endet jedenfalls vor ihrem normalen Abschluss mit dem Tode. Je vollständiger es dabei gelingt, der Pflanze jede Zufuhr von Aschenbestandtheilen abzuschneiden, desto genauer überzeugt man sich, dass unter solchen Umständen in den entwickelten Pflänzchen nicht mehr Asche, als der Samen enthielt, vorhanden ist. Wenn in der Nahrung der Pflanzen nur einer der genannten Stoffe fehlt, so ist ebenfalls keine normale Entwicklung möglich, wie dies schon aus dem Begriffe des nothwendigen Nährstoffes folgt. Handelt es sich dabei um ein Element, welches nothwendig zur Bildung einer jeden Zelle gebraucht wird, so muss eine eben solche Stockung oder Kümmerniss der Gesammtentwicklung eintreten, wie beim Fehlen sämmtlicher Nährstoffe; und es zeigt sich auch hier wieder, dass die Pflanze nur soweit in ihrer Entwicklung und Massenproduction fortschreitet als das schon im Samen vorhandene Quantum des betreffenden Nährstoffes solches gestattet. Es gilt dies vom Stickstoff, Schwefel, Phosphor, Calcium und Magnesium. Wieder andere Elemente, die nur zu besonderen Lebensfunctionen nöthig sind, bedingen durch ihr Fehlen eine entsprechende Krankheitserscheinung. Von diesen sei des Kaliums und des Eisens kurz gedacht.

Die Bedeutung des Kaliums für die Pflanze liegt in der nothwendigen Beziehung desselben zu den Kohlenhydraten, in deren Begleitung es in der Pflanze stets auftritt und zu deren Bildung, Wanderung und Niederlegung daselbst es nothwendig ist, so dass auch ohne Kalium keine Assimilation (Bildung von Stärkemehl in den Chlorophyllkörnern) möglich zu sein scheint. Die Versuche von NOBBE[1]) haben die soeben bezeichnete Rolle des Kaliums bestätigt. Buchweizenpflanzen in einer mit Kalisalz versetzten Nährstofflösung entwickelten sich völlig normal und kräftig; dagegen kamen die in einer eben solchen, aber kalifreien Lösung stehenden nur wenig über den Keimpflanzenzustand, und es zeigte sich, dass diese Pflanzen, obgleich sie sich im Lichte befanden, doch kein Stärkemehl in den Chlorophyllkörnern ihrer Blätter erzeugten, mit anderen Worten, dass sie nicht assimilirten, woraus denn ohne Weiteres die Stockung der ganzen Entwicklung erklärlich wird. — Von den Kaliumverbindungen, welche zur Ernährung

[1]) Landwirthsch. Versuchsst. XIII.

der Pflanzen in Betracht kommen, Chlorkalium, salpetersaures, phosphorsaures und schwefelsaures Kali ist die auffallend ungünstigere Wirkung der drei letztgenannten Salze gegenüber dem Chlorkalium eine unleugbare Thatsache. NOBBE drückte dieses Verhältniss dahin aus, dass das Chlor (Chlorkalium) zur Ueberführung des Stärkemehls aus den Blättern nach den Verbrauchsorten nöthig sei, indem bei Verabreichung schwefel- oder phosphorsauren Kalis diese Translocation nicht stattfinde. Wenngleich nun diese Krankheitserscheinungen in der Folge von BRASCH und RABE[1]) bei Wasserculturversuchen unter solchen Umständen nicht bemerkt worden sind, so haben di se Versuche doch die auffallend günstige Wirkung des Chorkaliums gegenüber den anderen Kalisalzen auf die gesammte Production der Buchweizenpflanze in helles Licht gestellt.

Das Fehlen des Eisens hat, soweit bekannt, an den chlorophyllgrünen Pflanzen eine wolcharakterisirte Krankheit, die Gelbsucht *(icterus)* und die Bleichsucht *(chlorosis)* zur Folge. Es ist nöthig, an der Unterscheidung dieser beiden Krankheitsformen festzuhalten, welche zuerst MEYEN[2]) nach ihren Symptomen richtig charakterisirte. Wir reden danach von Gelbsucht, wenn an einer im normalen Zustande grünen Pflanze bei Entwicklung am Lichte die jungen Blätter in gelber Farbe zum Vorschein kommen und dauernd gelb ober gelbgrün bleiben, wobei sie jedoch im Uebrigen ihre normale Beschaffenheit und Gestalt annehmen. Die Zellen des Mesophylls enthalten zwar in ihrem Protoplasma Chlorophyllkörner, aber an diesen ist der grüne Farbstoff nicht ausgebildet, sie haben einen gelben Farbenton und auch ihre Zahl ist geringer als in den Zellen gesunder grüner Blätter; in manchen Zellen finden sich wol auch keine Körner, und das Protoplasma zeigt die gelbliche Färbung, entsprechend dem ungeformten Chlorophyll. Als Bleichsucht dagegen bezeichnen wir den Krankheitszustand, wobei die Blätter einer im Lichte wachsenden Pflanze in weisser Farbe, übrigens in normaler Beschaffenheit und Gestalt sich entwickeln; die Zellen, welche im gesunden Zustande mit Chlorophyllkörnern versehen sind, zeigen hier nichts von solchen, sie enthalten einen farblosen, wässerigen, protoplasmaarmen, zum Theil wol auch luftführenden Inhalt. Hiernach sind diese Krankheiten von dem durch Lichtmangel verursachten Etiolement (pag. 408) hinlänglich unterschieden, indem bei diesem, ausser dem Unterbleiben der Chlorophyllbildung auch bedeutende Veränderungen in der Gestalt und Ausbildung der Theile eintreten. Die hier bezeichneten Krankheiten können durch Eisenmangel in der Nahrung verursacht werden. Es sind aber auch noch andere Einflüsse bekannt, welche die nämlichen Krankheitserscheinungen hervorrufen; von diesen (vergl. die durch die Temperatur und die durch unbekannte Bodeneinflüsse verursachten Krankheiten) ist hier nicht weiter die Rede. Zuerst haben GRIS, Vater und Sohn[3]), entdeckt, dass man gelbsüchtige Pflanzen heilen kann, d. h. dass ihre gelben Blätter ergrünen, wenn man sie eine verdünnte Lösung eines Eisensalzes durch die Wurzeln aufnehmen lässt. Eine Reihe späterer Forscher[4]) hat weiter durch Versuche erwiesen, dass man durch Cultur in eisenfreien Nährstofflösungen die Krankheit hervorrufen kann. So zeigte SACHS (l. c.) am Mais, dass die Krankheit erst dann eintritt, wenn die Pflanze alle Keimtheile auf Kosten der Reservestoffe entfaltet hat; die ersten drei bis vier Blätter werden grün, weil sie das im Samen enthaltene Eisen empfangen; die folgenden sind dann nur noch im oberen Theil grün, an der Basis bleich, endlich kommen lauter total kranke Blätter. Einen ganz ähnlichen Eintritt der Krankheit beobachtete er an Kohlpflanzen und Bohnen. Ebenso sah er die Gelbsucht auch an vollständig normal erzogenen Maispflanzen von mehr als 48 Centim. Höhe eintreten, nachdem sie aus der eisenhaltigen Nährstofflösung in eine eisenfreie gesetzt worden waren; nach 6 Tagen zeigten sich auf den jungen Blättern gelbweise Längsstreifen, die später noch stärker hervortraten, die Befruchtung der Blüthen schlug fehl und das Trockengewicht der Ernte betrug nur $\frac{1}{3}$ von den in der Eisenlösung bis zu Ende gewachsenen Pflanzen. Nach KNOP[5]) ist der Eisengehalt einer Eichel genügend um die Entwicklung der Pflanze auf 1 bis 2 Jahre zu unterhalten; erst im zweiten und dritten Sommer werden, wenn man nur eisenfreie Lösungen der Pflanze darbietet, die Blätter gelb und bleich. Meistens scheint die

[1]) Citirt in JUST, Bot. Jahresber. f. 1876. pag. 889.
[2]) Pflanzenpathologie, pag. 282 ff.
[3]) Vergl. A. GRIS, Ann. des sc. nat. 1857. VII. pag. 201.
[4]) Vergl. die Literatur bei SACHS, Experimentalphysiologie, pag. 144.
[5]) Ber. d. kgl. sächs. Ges. d. Wiss. 6. Febr. 1869.

Krankheit in der Form der Gelbsucht aufzutreten. Aber häufig geht auch dieselbe in Bleichsucht über; es können einzelne Stellen der Blätter neben icterischen chlorotisch erscheinen, oder die Blätter kommen wol auch ganz weiss zur Entwicklung. Chlorose und Icterus sind also in ihrem Auftreten nicht streng geschieden. Vielleicht kommt es, wie ich schon oben bei der Störung der Chlorophyllbildung durch niedere Temperatur bemerkte, nur darauf an, in welchem Alterszustande der Zelle oder in welchem Entwicklungsstadium der Chlorophyllkörner der Eisengehalt der Zelle oder die Eisenzufuhr soweit erschöpft ist, dass die Chlorophyllbildung gehemmt wird. Gelb- und Bleichsucht ziehen andere schädliche Folgen nach sich, weil Pflanzen ohne Chlorophyll zur Assimilation unfähig sind. Es tritt daher eine schwächliche Entwicklung ein, wenn die Krankheit nicht gehoben wird; die Pflanzen erreichen den normalen Abschluss ihrer Entwicklung nicht, die bleichen Blätter fangen frühzeitig an zu welken und die Pflanze stirbt; die Analyse zeigt, dass die Trockensubstanz der Ernte gegen die des angewandten Samens nur unbedeutend zugenommen hat. [1]) Es scheint, dass die Chlorose immer einen sehr rapiden Verfall des Lebens nach sich zieht, icterische Pflanzen aber länger aushalten können, z. B. nach KNOP [2]) durch Eisenmangel gelbsüchtig gewordener Mais bis zur Blüthe.

Ungenügende Menge von Nährstoffen überhaupt. Wenn die genannten unentbehrlichen Nährstoffe zwar vorhanden, aber sämmtlich oder auch nur einer von ihnen in ungenügender Menge dargeboten sind, so tritt eine Unvollständigkeit der Entwicklung oder krankhafte Affection der Art ein, wie sie für das Fehlen des betreffenden Nährstoffes im Vorhergehenden charakterisirt ist. Es muss hier daran gedacht werden, dass bei einer und derselben Pflanze der quantitative Bedarf an den einzelnen Nährstoffen ein verschiedener ist. Bei den meisten Pflanzen sticht der Bedarf an Phosphorsäure, Kali und wol auch Kalk und Magnesia durch grosse Zahlen hervor, während namentlich das Eisen in äusserst geringer Menge gebraucht wird. Es ist dann weiter der ungleiche Bedarf der verschiedenen Pflanzenarten zu berücksichtigen, indem der in grösster Menge beanspruchte Bestandtheil bei der einen Pflanze Kali, bei der andern Kalk, bei wieder anderen Phosphorsäure ist. Man kann also im Allgemeinen sagen, dass die Nährstoffe nur in ihrer Gesammtheit und zwar in demjenigen relativen Verhältnisse untereinander, wie es durch den Bedarf der betreffenden Species vorgeschrieben ist, für die Ernährung der Pflanze von Nutzen sind; mit anderen Worten, dass der Mehrgehalt an einem einzelnen Nährstoffe den Fehlbetrag eines anderen nicht aufwiegen kann. Da nun im Boden und in den Gewässern die Mischung der für die Pflanze tauglichen Nährstoffe eine zufällige ist, so ist es immer der jeweils im Verhältniss in kleinster Menge vorhandene Nährstoff, welcher die Entwicklung der Pflanzen und die Production vegetabilischer Substanz regulirt: vermindert er sich, so nimmt die Entwicklung ab, vermehrt er sich, so steigt dieselbe.

In vielen Fällen ist das Resultat, dass die Pflanze unter Zwergbildung, wie wir sie oben auch als Folge eines Mangels an Wasser im Boden kennen gelernt haben, den normalen Abschluss ihrer Entwicklung zu erreichen sucht. Dies wird besonders da zu erwarten sein, wo die im Samen enthaltenen Aschebestandtheile schon in einer Mischung vorhanden sind, die dem Verhältniss nahe kommt, in welchem dieselben bei der Entwicklung der Gesammtpflanze beansprucht werden, und ferner da, wo die geringe Menge, die der Boden spendet, gerade dazu beiträgt, das im Samen der betreffenden Pflanzenart etwa unrichtige Verhältniss mehr zu corrigiren.

II. Schädliche Wirkung des Concentrationsgrades der Nährstofflösung.

Es giebt eine Reihe von Beobachtungen, nach denen Pflanzen, die in tropfbarflüssigem Medium leben oder mit ihren Wurzeln in solchem sich befinden, geschädigt

[1]) SACHS, l. c. pag. 146 ff.

[2]) l. c. pag. 5.

werden, wenn die Flüssigkeit an den darin gelösten Nährstoffen concentrirter wird. FAMINTZIN[1]) hat dies von einer Anzahl Süsswasseralgen nachgewiesen, die er in Nährstofflösungen cultivirte. *Spirogyra* entwickelte sich z. B. in einer ½%igen Lösung schon nicht mehr, während *Mougeotia*, *Oedogonium*, *Stigeoclonium* nicht nur in dieser, sondern selbst noch in einer Lösung von 3% vollkommen gesund blieben, *Protococcus viridis*, *Chlorococcum infusionum* und »*Protonema*«, sogar üppig gediehen; selbst 5%ige Lösung wurde noch ertragen. CONWENZ[2]) behandelte *Cladophora* mit einer Lösung von salpetersaurem Kali und mit einer solchen von kohlensaurem Ammoniak in verschiedenen Concentrationen, und erkannte, dass die Wirkung einer zu concentrirten Lösung dieser neutralen Salze nur darauf beruht, dass dieselben wasserentziehend auf das Protoplasma einwirken, welches dadurch von der Zellwand zurückweicht und sich um so mehr contrahirt, je stärker die Concentration ist, dass man aber die schädliche Wirkung wieder aufheben kann, wenn die Alge schnell wieder in destillirtes Wasser gebracht wird, widrigenfalls sie zu Grunde geht. Die Wirkung wurde schon bei 2%iger Lösung bemerkbar; doch konnte selbst diejenige einer Lösung von 10% Salzgehalt durch schnelles Einlegen in reines Wasser reparirt werden.

Phanerogamen sind bei Wasserculturen, wo ihre Wurzeln in eine Lösung der Nährstoffe eintauchen, schon gegen viel geringere Concentrationen empfindlich, indem zu einer gedeihlichen Entwicklung derselben der Salzgehalt ungefähr zwischen 0,05 bis 0,5% sich halten muss, höhere Concentrationsgrade aber schon schädlich wirken und andererseits auch geringere Grade, z. B. 0,01% für Mais nicht mehr tauglich sind.[3]) Für die im Boden eingewurzelten Pflanzen sind dagegen viel stärker concentrirte Lösungen ohne Nachtheil, wie nicht bloss durch direkte Versuche erwiesen ist, sondern schon aus der Erwägung gefolgert werden muss, dass beim Austrocknen des Bodens ohne Schädigung der Pflanze eine hohe Concentration der noch verbleibenden Feuchtigkeit herbeigeführt wird. Wie der Boden die schädliche Wirkung einer concentrirteren Flüssigkeit verhindert, lässt sich wol vermuthen, ist aber nicht hinreichend ergründet.

F. Schädliche Wirkungen der Bestandtheile der atmosphärischen Luft.

Die Beziehungen der Bestandtheile der atmosphärischen Luft zum Pflanzenleben zu erörtern ist Sache der Physiologie. Es können daher auch hier die aus dieser Abhängigkeit resultirenden schädlichen Einflüsse nur kurz angedeutet werden.

Mangel an Sauerstoffgas hat den Erstickungstod der Pflanze zur Folge, während andererseits auch eine zu grosse Dichte dieses Gases Aufhören des Wachsthums und Absterben bewirkt. Darum tritt letzteres in reinem Sauerstoffgas nur ein, wenn das Gas ungefähr die gewöhnliche Dichte der Luft hat; nicht, wenn es durch Auspumpen oder Beimengung von Wasserstoffgas auf den Partialdruck des atmosphärischen Sauerstoffes gebracht wird. Hierher gehören auch die Beobachtungen von BERT,[4]) nach denen sowol ein verminderter wie ein erhöhter Luftdruck der Atmosphäre auf die Keimung und das Wachsthum schädlich einwirken, wobei nur der Partialdruck des Sauerstoffes das Wirksame ist.

---

[1]) Bot. Zeitg. 1871. Nr. 46.

[2]) Bot. Zeitg. 1874. pag. 404.

[3]) Vergl. besonders KNOP, Ber. d. kgl. sächs. Ges. d. Wiss. 1875, pag. 29 ff.

[4]) Compt. rend. 16. Juni 1873.

Die **Kohlensäure** der Atmosphäre ist als Kohlenstoffquelle zur Bildung der organischen Substanz für alle grünen Pflanzen unentbehrlich. In kohlensäurefreien Medien gehen diese Pflanzen nach Aufzehrung ihrer Reservenährstoffe zu Grunde. Die Zersetzung der Kohlensäure durch die Pflanze wird aber durch Zunahme des Kohlensäuregehaltes der Luft nur bis zu einer gewissen Grenze begünstigt, die etwa bei 8 % liegt (gewöhnliche Luft enthält nur 0,04 %). Grösserer Gehalt hemmt die Assimilation und wird tödtlich.[1]) Ferner wird die Bildung von Chlorophyll, also die Ergrünung der Pflanze, die Keimung und das Wachsthum gehemmt, sobald der Kohlensäuregehalt der Luft nur auf wenige Prozente steigt.[2])

Der Gehalt der Luft an **Wasserdampf** oder der Feuchtigkeitsgrad der Luft kann in pathologischer Beziehung in Betracht kommen aus zweierlei Gründen: erstens weil seine Verminderung die Transpiration der Pflanze steigert und somit Veranlassung zum **Welken** (s. pag. 450) geben kann, zweitens wegen seiner Einwirkung auf die Zellenstreckung wachsender Organe. In letzterer Beziehung ist durch die Untersuchungen REINKE's[3]) und SORAUER's[4]) dargethan, dass unter sonst gleichen Umständen grössere Luftfeuchtigkeit ein Längerwerden der Stengelglieder und Blätter zur Folge hat und dieses auf Rechnung einer stärkeren Streckung der Zellen kommt. In der That ist auch eine Verlängerung der Stengel und eine Förderung der Blattentwicklung bei den unter Glocken oder in feuchten Glaskästen oder in Glashäusern gezogenen Pflanzen gegenüber den in der trockenen Luft des freien Landes oder der Zimmer sich entwickelnden unverkennbar. Aber das Trockengewicht der Stengel und Blätter der Feuchtigkeitspflanzen ist nach SORAUER's Beobachtungen an Gerste trotz des grösseren Volumens geringer als das der Trockenheitspflanzen, 0,1243 gegen 0,1642. Die feuchtere Luft producirt also wasserreichere oberirdische Organe.

Diese Thatsachen scheinen erklärlich durch die geringere Verdunstung von Wasser der in feuchter Luft befindlichen Pflanze bei reichlicher Wasserzufuhr, indem dadurch der Turgor der Zellen erhöht wird und dieser Druck auch ein stärkeres Wachsthum der Zellmembranen, also eine Erweiterung des Volumens der Zelle oder eine Verlängerung derselben zur Folge hat. Die Organe sind scheinbar kräftiger, in Wahrheit aber nur wasserreicher und ärmer an fester Pflanzensubstanz. Die verminderte Production mineralischer Bestandtheile, sowie organischer Pflanzenstoffe in Folge unterdrückter Transpiration hat SCHLÖSING[5]) an Tabakpflanzen constatirt. Diejenigen, deren Verdunstung gehemmt war, lieferten im Vergleich mit solchen, welche unter übrigens gleichen Umständen ungehindert transpirirten, weniger Mineralstoffe, weniger Nicotin, Klee-, Citronen-, Apfel-, Pectinsäure, Cellulose und Proteïnstoffe, dagegen viel Stärkemehl. Es scheint daraus hervorzugehen, dass die unterdrückte Transpiration eine Minderzufuhr mineralischer Bodennährstoffe zur Folge hat, aber nicht die Bildung von Stärkemehl aus Kohlensäure und Wasser in den Blättern verhindert, also auch nur die Production derjenigen Pflanzenstoffe beeinflusst, zu deren Erzeugung zugleich Bestandtheile der Bodennährstoffe erforderlich sind.

G. Gifte.

Als Gifte für die Pflanzen muss man alle diejenigen zufällig im Boden oder in der Luft vorhandenen fremdartigen Stoffe bezeichnen, welche als solche einen direct nachtheiligen Einfluss auf das Pflanzenleben haben. Es handelt sich hier

---

[1]) GODLEWSKY in SACHS' Arbeiten d. bot. Inst. Würzburg III. Heft.
[2]) BÖHM in Sitzungsber. d. Wiener Akad. 24. Juli 1873.
[3]) Bot. Zeitg. 1876, pag. 138 ff.
[4]) Bot. Zeitg. 1878, No. 1 u. 2.
[5]) Compt. rend. T. 69. pag. 353, und Landw. Centralbl. 1870. I. pag. 143.

theils um gasförmige Stoffe, theils um Flüssigkeiten, die zunächst immer mit der Oberfläche der Pflanze in Berührung kommen, sei es dass sie den Wurzeln zur Aufsaugung zugeführt werden, sei es, dass sie die Blätter oder andere oberirdische Theile benetzen. Gewöhnlich tritt die Wirkung an dem unmittelbar von dem giftigen Gase oder Flüssigkeit getroffenen Theile ein, oder aber die Vergiftung erstreckt sich auch auf andere Organe, die nicht direkt mit dem schädlichen Stoffe in Berührung gekommen sind; letzteres besonders wenn giftige Lösungen durch die Wurzeln aufgesogen worden sind. Die Symptome der Vergiftung zeigen in den meisten Fällen viel Gleichförmiges: Contraction des Protoplasma in den Zellen, Zerstörung etwa vorhandenen Chlorophylls, Erschlaffung der Zellmembranen, Bräunung des getödteten Protoplasma und wol auch der Zellmembran und daher Entfärbung, Bräunung und Vertrocknung des ganzen Pflanzentheiles sind die häufigsten Erscheinungen.

1. Schweflige Säure. — Hütten- und Steinkohlenrauch. Wenn in der Nähe von Culturen industrielle Etablissements sich befinden, welche fortwährend grosse Mengen von Rauch produciren, der sich über die Pflanzen ausbreitet, so machen sich in mehr oder minder hohem Grade schädliche Einflüsse an den dem Rauche ausgesetzten Pflanzen bemerkbar. Diese Wirkungen können sich auf ziemliche Entfernungen erstrecken, wenn der Rauch in einer horizontalen Richtung sich auszubreiten vermag; besonders verheerend sind sie in Thälern, wenn die den Essen entsteigenden Rauchsäulen an eine bewaldete Thalwand sich anlehnen. Es ist hauptsächlich durch STÖCKHARDT's[1]) und SCHRÖDER's[2]) Untersuchungen nachgewiesen, dass das Wirksame hierbei die im Rauche enthaltene schweflige Säure ist, dass der Russ, den man für den wahren Feind hielt, nichts schadet und dass auch die Dämpfe von Arsen, Zink und Blei, in den Mengen, in welchen sie im Rauche vorkommen, keinen merkbaren schädlichen Einfluss haben. Dagegen ist die schweflige Säure, welche bei der Verbrennung schwefelhaltigen Feuerungsmateriales (besonders Steinkohlen) gebildet wird, für die Pflanzen eines der heftigsten Gifte.

Nach STÖCKHARDT ist für junge Fichten ein 60tägiger Aufenthalt in einer Luft, welche nur ein Milliontel ihres Volumens schweflige Säure enthält, tödtlich, für Rothbuche und Spitzahorn $\frac{1}{10000}$; die ersten Zeichen der Erkrankung traten an Kartoffeln, Klee, Hafer und verschiedenen Gräsern ein, wenn dieselben zweimal der zweistündigen Einwirkung einer Luft mit $\frac{1}{40000}$ Volumentheil jenes Gases, ebenso wenn sie 15 bis 20mal einer Luft mit $\frac{1}{60000}$ schwefliger Säure ausgesetzt wurden. Nach SCHRÖDER wird die schweflige Säure von den Blattorganen der Laub- wie der Nadelhölzer aufgenommen und zum grösseren Theile hier fixirt; zum geringeren Theile dringt sie in die Blattstiele und Zweige ein. Die Symptome der Vergiftung bestehen im Allgemeinen in Welkwerden, mehr oder weniger Bräunung und endlichem Absterben der Blätter. Die Ursache kann wenigstens zum Theil in der Benachtheiligung der Transpiration und Stockung der normalen Wassercirculation gesucht werden. Denn es wurde nachgewiesen, dass die von schwefliger Säure getroffenen Pflanzen die Fähigkeit, normal zu transpiriren, verloren und dass die Störung der Wasserverdunstung um so grösser war, je grössere Mengen schwefliger Säure einwirkten. Das Gas wird von den Blättern nicht durch die Spaltöffnungen, sondern gleichmässig durch die ganze Blattfläche aufgenommen und sogar von der Oberseite in ebenso grossen Mengen wie von der spaltöffnungsreichen Unterseite. Aber dieselbe Menge schwefliger Säure, welche von der Unterseite eines Laubblattes absorbirt wird, desorganisirt das ganze Blatt in höherem Grade, als wenn die gleiche Aufnahme durch die obere Fläche erfolgt, was sich in

---

[1]) Chemischer Ackersmann 1863, pag. 255. — Tharander forstl. Jahrbuch. XXI. 1871, pag. 218 ff.

[2]) Landwirth. Versuchsstationen 1872, pag. 321 ff. und 1873, pag. 447 ff.

Verbindung mit dem oben Gesagten daraus erklärt, dass diese Fläche vorherrschend diejenige ist, durch welche die Transpiration stattfindet. Unter sonst gleichen Verhältnissen absorbirt die gleiche Blattfläche eines Nadelholzes weniger schweflige Säure aus der Luft als die eines Laubholzes. Dem entspricht auch, dass ein Nadelholz bei gleicher Menge des Gases noch nicht sichtbar alterirt wird, wo sich eine deutliche Einwirkung bei einem Laubholz bereits zeigt. Trotzdem leiden in den Rauchgegenden die Nadelhölzer mehr als die Laubhölzer, weil sie wegen der längeren Dauer der Nadeln auch der schädlichen Einwirkung länger preisgegeben sind und weil bei ihnen die Fähigkeit einen einmal erlittenen Schaden durch Reproduction der Belaubung wieder auszugleichen, eine verhältnissmässig geringere ist. Licht befördert die schädliche Einwirkung der schwefligen Säure, während die Abwesenheit von Licht die Pflanzen zum Theil schützt. Auch Wasser, welches sich auf den Blättern befindet, unterstützt die Schädigung; Trockenheit der Blätter schützt dieselben zum Theil. Damit steht die Erfahrung im Einklange, dass die Rauchschäden bei starkem Thau, während des Regens und unmittelbar nachher grösser sind als ohne diese Niederschläge.

2. Leuchtgas. Wenn aus den Röhren von Gasleitungen Leuchtgas in den Boden ausströmt, so können dadurch in der Nähe stehende Pflanzen, also besonders Bäume in Alleen und Promenaden, wo Gaslaternen angebracht sind, beschädigt werden. Kny[1]) hat dies zuerst durch Versuche nachgewiesen: er sah Holzpflanzen, in deren Nähe im Boden eine Röhrenleitung gelegt war, aus welcher man fortwährend Leuchtgas ausströmen liess, eingehen und zwar unter Welk- und Gelbwerden der Blätter, und Vertrocknen des Holzes und Cambiums. Aehnliche Resultate erhielt Böhm[2]); auch fand Derselbe, dass Erde, welche in Folge langer Durchleitung von Leuchtgas mit solchem imprägnirt ist, auch wenn keine weitere Zuleitung erfolgt, giftig wirkt. Die Versuche von Spath und Meyer[3]) haben ergeben, dass Platanen, Silberpappeln, Robinien, Ahorn, Rosskastanien etc. mit Ausnahme der Linden, deren Knospen aber gleichwol später nicht austrieben, nach 4½ Monaten getödtet waren, wenn täglich 0,772 Cubikm. Gas auf eine Fläche von 14,19 Quadratm. geleitet wurden, ja dass sogar ganz geringe Mengen, wie 0,0154 bis 0,0185 Cubikm. täglich auf 14,19 Quadratm., die selbst durch den Geruch nicht mehr wahrgenommen werden, schädlich sind, und dass zur Zeit der Winterruhe die Zufuhr von Leuchtgas weniger schadet als während der Zeit des Wachthums. Welchem der zahlreichen Bestandtheile des Leuchtgases die giftige Wirkung zuzuschreiben ist, weiss man nicht; wahrscheinlich ist er unter den verschiedenen schweren Kohlenwasserstoffen und den Verunreinigungen zu suchen. Kny fand die fingerdicken Wurzeln der dem Leuchtgas ausgesetzten Linden eigenthümlich blau gefärbt und die Färbung auf dem Querschnitt von der Mitte gegen die Peripherie hin fortschreitend, was dafür zu sprechen scheint, dass das Gas mit den Nährstofflösungen an den Wurzelenden eindringt.

Es giebt noch eine Anzahl anderer Gase, welche für das Pflanzenleben direct schädlich wirken; so das Stickstoffoxyd, das Schwefelwasserstoff- und Schwefelkohlenstoffgas, Chlorgas etc. (Näheres ist in meinen »Krankheiten der Pflanzen« zu finden.)

3. Giftige Flüssigkeiten und Lösungen giftiger Substanzen. Gelegenheit zur Vergiftung der Pflanzen durch schädliche Bestandtheile, welche zufällig im Boden oder in dem zugeführten Wasser enthalten sind, ist oft genug gegeben, so z. B. wenn zum Düngen eine grosse Menge von Aetzkalk oder Asche und ähnliche Abfälle verwendet werden, in welchen stark alkalische oder sonst giftig

[1]) Sitzungsber. d. Gesellsch. naturf. Freunde zu Berlin, 20. Juni 1871.
[2]) Sitzungsber. d. Wiener Akad. d. Wissensch. 16. Oct. 1873.
[3]) Landwirthschaftl. Versuchsstationen 1873, pag. 336.

wirkende Verbindungen enthalten sind, oder wenn an Orten, wo dergleichen Stoffe abgelagert worden sind, oder gelegen haben, Pflanzen aufgekeimt sind; ferner wenn Abflüsse aus chemischen Fabriken und dergl. mit den Pflanzen in Berührung kommen. Die Erscheinungen, welche beim Einsetzen von Pflanzen in giftige Lösungen oder beim Begiessen mit denselben, eintreten, zeigen im Grossen und Ganzen viel Uebereinstimmendes: Unterbleiben der Keimung der Samen, Welkwerden und Absterben der entwickelten Pflanze, oft unter Gelb- oder Braunfärbung der grünen Blätter, eigenthümliche Farbenänderungen der Blüthen und Starrwerden der reizbaren und periodisch beweglichen Organe. Wenn wir alle denkbaren derartigen Stoffe als Gifte bezeichnen, so ist damit über die Art ihrer Wirkung noch keine genaue Vorstellung gewonnen. Sie lassen sich in dieser Beziehung nicht unter einen gemeinsamen Gesichtspunkt bringen, und jedenfalls müssen zwei Arten unterschieden werden.

Wir wissen, das viele neutrale Verbindungen, z. B. Salze, Zucker und dergl., wenn sie in einigermaassen concentrirter Lösung mit Pflanzenzellen in Berührung kommen, wasserentziehend auf dieselben wirken, in Folge dessen das Protoplasma von den Wandungen der Zelle zurückweicht und sich mehr oder weniger zusammenzieht. Dauert diese Einwirkung nicht über eine gewisse Zeit, so tritt der alte Zustand wieder ein, wenn die Zelle in verdünntere Lösung oder reines Wasser gebracht wird, und dieselbe bleibt am Leben. Wird aber jene Zeitdauer überschritten, so übersteht das Protoplasma den Wasserverlust nicht; es nimmt seine ursprüngliche Beschaffenheit nicht wieder an. und die Zelle geht in einen desorganisirten Zustand über. Es handelt sich hier um Stoffe, welche an und für sich keine tödtliche Wirkung haben, sondern nur um den wasserentziehenden Einfluss einer zu hohen Concentration, von welchem oben (pag. 459) die Rede war. Als Beispiel für diese Art der Giftwirkung, wenn wir sie als solche bezeichnen wollen, kann das Kochsalz dienen. In verdünnter Lösung ist dasselbe den Pflanzen unzweifelhaft unschädlich. Concentrirteren Lösungen gegenüber ist das Verhalten der einzelnen Pflanzenarten wieder ungleich. Den eigentlichen Salzpflanzen, an deren Standort der Boden oft von auskrystallisirtem Kochsalz überzogen ist, scheint eine concentrirte Kochsalzlösung unschädlich zu sein. BATALIN[1]) hat dies bestätigt, indem er *Salsola*-Arten cultivirte unter Begiessen mit einer fast gesättigten solchen Lösung. Bei Nicht-Salzpflanzen wirkt dasselbe nach NESSLER[2]) entschieden schädlich auf Keimung und Wachsthum. Auf Raps-, Klee- und Hanfsamen zeigte sich die nachtheilige Wirkung schon bei einer Concentration von 0,5 ℔, auf Weizen bei 1 ℔. Eine concentrirte Lösung auf Blätter äusserlich aufgetropft hat eine intensiv schädliche Wirkung. Ich brachte solche Tropfen auf junge Blätter von *Acer platanoides* und erwachsene Blätter von *Primula officinalis*; nach einer Stunde hatten die betropften Stellen ein missfarbiges, durchscheinendes, welkes Aussehen bekommen; sie waren getödtet. Später, als die Versuchsblätter des Ahorn erwachsen waren, zeigten sie immer noch die getödteten Stellen, um die sich die Blattmasse faltig zusammengezogen hatte, weil diese todten Partieen das Flächenwachsthum der umgebenden Theile der Lamina hinderten. Auf erwachsene Ahornblätter getupft, hinterliess dagegen dieselbe Kochsalzlösung keine wahrnehmbare Schädigung. Ebenso brachte eine concentrirte Salpeterlösung weder auf jungen noch alten Blättern von *Acer platanoides*, *Primula*, *Sempervivum*, Gräsern eine nachtheilige Wirkung hervor.

[1]) REGEL's Gartenflora 1876, pag. 136.

[2]) Centralbl. f. Agriculturchemie 1877, II. pag. 125.

Von anderer Art ist die Wirkung einer Anzahl von Stoffen, wie freier Alkalien, freier Säuren, der Narcotica, wie Strychnin, Morfium etc., der Blausäure, des Kampfers, Terpenthinöls, Aethers, Alcohols etc. Gemeinsam ist diesen zwar auch, dass das Protoplasma der Zellen durch sie contrahirt und mehr oder weniger gebräunt wird. Aber hier tritt, auch bei sofortigem Wiedereinsetzen in Wasser nicht wieder der normale Zustand, sondern stets der Tod der Zelle ein, wie CONWENTZ[1]) betreffs der meisten der genannten Stoffe an *Cladophora*-Zellen beobachtet hat. Derselbe zeigte, dass diejenigen der oben genannten giftigen Flüssigkeiten, welche kein Wasser enthalten, wie Terpenthinöl und Aether, augenblicklich tödtlich wirken; aus wässerigen Lösungen giftiger Stoffe dagegen vermag das Protoplasma anfangs Wasser aufzunehmen, und die Vegetabilien befinden sich eine Zeit lang völlig frisch und gesund; erst später nehmen sie das Gift auf, und damit tritt die tödtliche Wirkung ein. An Algenfäden wurde durch Einlegen in eine 10 $\frac{0}{0}$ige Lösung von salpetersaurem Kali die oben erwähnte an sich nicht tödliche Contraction des Protoplasma hervorgerufen, darauf wurden sie abgetrocknet und in Kampferwasser gebracht; das Protoplasma dehnte sich wieder völlig aus und behielt 1—2 Stunden hindurch sein frisches Aussehen, dann erst machte sich die tödtliche Wirkung des Kampfers durch Contraction des Protoplasma geltend. Ganz ähnliche Einwirkungen waren mit den anderen genannten Giften in wässerigen Lösungen zu beobachten. Wir haben also hier Stoffe vor uns, welche durch ihre chemischen Eigenschaften selbst auf das Protoplasma eine lebenvernichtende Wirkung ausüben und also als Gifte im eigentlichen Sinne gelten müssen; doch ist uns freilich über die Art dieser Vergiftung etwas näheres nicht bekannt.

Bei DECANDOLLE[2]) findet man bereits eine Liste von allerhand als Gifte bezeichneten Flüssigkeiten. Soweit dieselben unter den oben genannten nicht inbegriffen sind, bedarf es noch der Entscheidung, zu welcher der beiden im Vorstehenden nach der Art ihrer Wirkung unterschiedenen Kategorien gesundheitsschädlicher Stoffe sie gehören. Es hätte nur ein untergeordnetes Interesse, die schädlichen Folgen, die man von ihnen beobachtet hat und die in ihren Symptomen im Grossen und Ganzen viel Aehnlichkeit mit den oben bezeichneten haben, hier näher zu beschreiben. In meinen »Krankheiten der Pflanzen« findet man sie etwas näher behandelt. Es genüge hier, dieselben zu nennen: Arsen,[3]) Quecksilberchlorid, Kupfersalze,[4]) Eisenvitriol,[5]) Bleizucker, Zinnchlorid, salpetersaures Silberoxyd, Lithiumsalze,[6]) Brom- und Jodkalium,[7]) Blutlaugensalz, Carbolsäure.[8]) Hier würden sich auch die vergiftenden Wirkungen des Aschenregens bei vulkanischen Eruptionen anschliessen.[9])

---

[1]) Bot. Zeitg. 1874, No. 26. u. 27. — Vgl. auch GÖPPERT, Einwirkung des Kampfers auf die Vegetation, in Verhandl. d. Ver. z. Beförd. d. Gartenbaues. Berlin 1829 und De acidi hydrocyanici vi in plantas commentatio. Breslau 1827, pag. 45. — Ferner WILHELM, über die Einwirkung des Kampfers auf die Keimkraft der Samen. Referat in JUST, Bot. Jahresber. f. 1876. pag. 884.

[2]) Physiol. végét. III. pag. 1324 ff.

[3]) Vgl. auch KLIEN, Chem. Ackersmann 1875; citirt in JUST, bot. Jahresber. für 1876. pag. 1241.

[4]) Vgl. KUDELKA, referirt in JUST, bot. Jahresber. f. 1876, pag. 880.

[5]) NESSLER in Centralbl. f. Agriculturchemie 1877 II. pag. 125.

[6]) NOBBE in Landwirthsch. Versuchst. XIII. 1871, pag. 374.

[7]) KNOP in Ber. d. kgl. sächs. Ges. d. Wiss. 6. Febr. 1869.

[8]) Centralbl. f. Agriculturchemie 1877, pag. 188.

[9]) Vgl. Bot. Zeitg. 1872, pag. 729.

Anhang.

Ungenau bekannte Krankheiten, bei denen Bodeneinflüsse zweifelhaft sind.

1. Gelbsucht und Bleichsucht. Panachirung. Unter ganz denselben Symptomen wie die durch Eisenmangel verursachte tritt bisweilen eine Gelb- und Bleichsucht auch bei Gegenwart von Eisen, bei günstigen Beleuchtungs- und Temperaturverhältnissen und normaler Beschaffenheit der Luft auf. KNOP[1]) erhielt bisweilen in Culturen, bei welchen Eisen in der Nährstofflösung vorhanden war, chlorotische oder icterische Pflanzen und zeigte, dass die kranken Individuen wirklich Eisen enthalten. Meistens lässt sich auch aus den Umständen, unter welchen diese Krankheit auftritt, erkennen, dass Eisenmangel nicht daran schuld sein kann. Sie kommt unter folgenden Formen vor.

1. Totale Bleichsucht der ganzen Pflanze. Schon MEYEN[2]) beobachtete einen gelbsüchtigen *Cactus triangularis*, der trotz der verschiedensten Heilungsversuche mit der grössten Hartnäckigkeit seine Krankheit 5 Jahre lang behielt. CARRIÈRE[3]) berichtet über Sämlinge von panachirtem *Ilex*, *Acer Negundo* und *Phormium*, von denen manche total bleichsüchtig oder gelbsüchtig geworden waren und deren Krankheit durch keine Pflege sich heilen liess. Ich sah von zwei Kirschensämlingen, die in einem und demselben Topfe wuchsen, den einen normal grün, den anderen rein weiss; die Entwicklung des letzteren stockte nachdem er eine Anzahl solcher Blätter gebildet hatte und er ging endlich ein. Nach BOUCHÉ[4]) sind auch von Eichen, Buchen und Rosskastanien chlorotische Sämlinge beobachtet worden.

2. Total bleichsüchtige Sprosse übrigens normal grüner Pflanzen. SCHELL[5]) hat an *Pelargonium zonale* und *Rhamnus Frangula* zwischen grünen Zweigen vollständig chlorotische beobachtet, welche keine Spur von Chlorophyllkörnern, wol aber eine grössere Menge Stärkemehl enthielten. Ich beobachtete mehrmals an erwachsenen Rosskastanienbäumen mit grüner Laubkrone an der Seite des Stammes Ausschläge in Form völlig weissblättriger Sprosse. In einem Falle wurde mir berichtet, dass der Stamm schon seit einiger Zeit alljährlich an derselben Stelle bleiche Ausschläge gebracht hatte. Die jetzt häufig cultivirten Ziersträucher mit panachirten Blättern scheinen besonders leicht einzelne Sprosse ganz chlorotisch zu entwickeln.

3. Panachirung (*variegatio*). Von vielen Pflanzen, monocotyledonen wie dicotyledonen Kräutern und Holzgewächsen, giebt es Varietäten mit Blättern, die man panachirt, gebändert oder gesprenkelt nennt, weil sie nur theilweis grün und mit Streifen, Flecken oder Punkten von weisser oder gelber oder von beiden Farben zugleich gezeichnet sind. Da hier die Blätter wenigstens zum Theil Chlorophyll enthalten, so sind solche Pflanzen lebens- und entwicklungsfähig, verrathen aber doch einen gewissen Schwächezustand. Man hat schon längst gewusst, dass die Panachirung bei der Vermehrung durch Stecklinge oder beim Pfropfen sich mit fortpflanzt. Aber MORREN[6]) hat von *Barbaraea vulgaris* und einer Reihe anderer Pflanzen auch die Erblichkeit der Panachirung bei der Fortpflanzung durch Samen nachgewiesen. Die Keimpflanzen sind dabei gesund: Cotyledonen und die ersten Laubblätter rein grün, dann erst kommen gefleckte Blätter. Die Krankheit ist durch Pfropfung auch auf gesunde Individuen übertragbar, also ansteckend. Nach den von MEYEN[7]) gegebenen Notizen war schon im Jahre 1700 die Beobachtung gemacht worden, dass wenn ein Zweig des Jasmin mit gesprenkelten Blättern auf ein gesundes Stämmchen desselben Jasmin gepfropft wird, auch die oberhalb und unterhalb des Pfropfreises sitzenden Zweige gesprenkelte Blätter bekommen. Neuerdings ist nach MORREN (l. c.)

---

1) Berichte der kgl. sächs. Ges. d. Wiss. 6. Febr. 1869, pag. 5.
2) l. c. pag. 266.
3) Revue horticole. Paris 1876, pag. 8. Referirt in JUST, bot. Jahresber. f. 1876, pag. 1244.
4) Sitzungsber. d. Ges. naturforsch. Freunde zu Berlin, 17. Juli 1871.
5) Referirt in JUST, bot. Jahresber. für 1876, pag. 926.
6) Hérédité de la Panachure. Bruxelles 1865, pag. 7.
7) l. c. pag. 288.

dieser Versuch mit dem gleichen Erfolge in mehreren hundert Fällen mit geflecktem *Abutilon Thompsoni* gemacht worden, von welchem Pfropfreiser auf grünen *Abutilon striatum, venosum* und *vexillarium* gesetzt wurden. BOUCHÉ (l. c.) ist die Uebertragung der Panachirung auf rein grüne Individuen auch mit panachirtem *Evonymus japonicus* gelungen. Hiernach dürften diese Abnormitäten ins Gebiet der Variationen zu verweisen sein, wofür ja auch die Panachirung allgemein gilt, und es würde sich dieselbe, von der Qualität der Merkmale abgesehen, zunächst an die durch teratologische Merkmale charakterisirte Varietätenbildung, wie wir solche bei den Bildungsabweichungen kennen, anschliessen. Die Uebertragbarkeit durch Pfropfung ist ebenfalls schon von anderen Varietätenmerkmalen constatirt worden. Das Auftreten vollständig chlorotischer Sprosse und selbst ganzer Individuen würde auch noch unter diesen Gesichtspunkt sich bringen lassen, denn vollständige Chlorose ist ja im Grunde nichts als der stärkste Grad der Panachirung. Chlorotische Sprosse an normal grünen Pflanzen würde man dann als Knospenvariation betrachten müssen. Damit soll nicht behauptet sein, dass nicht gewisse äussere Umstände einen Einfluss auf diese Bildungen haben könnten, wie das ja bei der Bildung der Varietäten überhaupt auch nicht geleugnet werden kann. Worin aber diese Einflüsse thatsächlich bestehen, ist unbekannt.

2. Honigthau *(ros mellis, melligo, mel aëris)*. Mit diesem Namen bezeichnet man einen klebrigen, süssschmeckenden, farblosen Ueberzug, der in vielen kleinen glänzenden Fleckchen oder Tröpfchen oder in Form eines zusammenhängenden Firniss auf der oberen Seite der Blätter bisweilen sich zeigt. Er schwitzt aus den Blättern selbst aus und ist als eine krankhafte Secretion zu betrachten. Am häufigsten ist er an Holzgewächsen, sowol an Zimmer- und Glashauspflanzen, als auch im Freien, wo er besonders im Hochsommer oft an allerlei Bäumen und Sträuchern sich zeigt. Genau in derselben Form tritt derjenige Honigthau auf, welcher von den Absonderungen der Blattläuse herrührt, und man ist sehr oft im Zweifel, ob ein aufgetretener Honigthau diesen Thieren zuzuschreiben oder als pflanzliches Product zu betrachten ist. Nun sind aber wiederholt Beobachtungen von Honigthau gemacht worden, bei dem Blattläuse in der That ausgeschlossen waren. Die älteren diesbezüglichen Angaben sind bei MEYEN[1]) zusammengestellt; in der Folge hat namentlich UNGER[2]) derartige Beobachtungen gemacht, und neuerdings HOFFMANN. Absonderung von Honig an der Pflanze kommt als normaler Vorgang bekanntlich sehr verbreitet in den Blüthen, aber auch an grünen Theilen, z. B. an manchen Nebenblättern und besonders an drüsigen Bildungen von Blattzähnen und dergl. vor. Der krankhafte Honigthau ist dagegen nicht auf besondere Drüsen beschränkt, sondern tritt gleichmässig an der Oberseite des Blattes aus der Epidermis. Im Honigthau hat man von organischen Verbindungen hauptsächlich Zuckerarten, Gummi und Manit gefunden. Ueber die näheren Vorgänge bei dieser Ausscheidung von Honig haben wir keine Vorstellung. Ebensowenig ist irgend etwas gewisses über die Ursache derselben bekannt. Die Erfahrung lehrt, dass die Erscheinung besonders bei heissem, trockenem Wetter eintritt und vorzüglich an Pflanzen, die dem Sonnenlicht und der Erwärmung sehr ausgesetzt sind, und man hat sie sogar schon als Vorläufer der Sommerdürre des Laubes bemerkt.

[1]) l. c. pag. 217.

[2]) Beiträge zur Physiologie der Pflanzen. Wien 1857, pag. 11.

Kapitel 4.
Witterungsphänomene.
A. Niederschläge.

1. **Regen** kann schädlich wirken zunächst in mechanischer Weise, wenn er bei heftigem Ergusse Blüthentheile und kleinere Blätter abschlägt, dünnstengelige Pflanzen zur Lagerung bringt. Ferner kann durch Regen Befruchtung der Blüthen vereitelt werden, indem benetzte Antheren sich nicht öffnen oder wenn sie geöffnet waren sich wieder schliessen, der Pollen durch Berührung mit Wasser verderben kann, auch die etwa zur Befruchtung nöthigen Insekten bei Regenwetter ferngehalten werden. — Das Aufspringen parenchymatöser Pflanzentheile bei Benetzung mit Wasser ist oben pag. 337 erwähnt worden.

2. **Hagel.** Die gröberen Hagelkörner oder Schlossen bringen Verwundungen oder vollständige Zerstörungen hervor, deren je nach Pflanzentheilen verschiedene Bedeutung schon oben bei den Wunden in Betracht gekommen ist.

Die Stengel der Kräuter sind an der von einem Hagelstück getroffenen Stelle entweder nur entrindet bis auf das Holz: sie haben lange weisse Flecken, welche an den Rändern wieder verheilen können. Oder es ist wirkliche Knickung des Stengels erfolgt; dies ganz gewöhnlich bei den Halmen des Getreides, die daher am ärgsten zugerichtet werden; selbst die dicken Halme des Schilfrohres werden vom Hagel geknickt. Ist durch die Quetschung das Gewebe getödtet, so ist das darüber befindliche Stück des Stengels verloren; bei den Getreidehalmen der gewöhnliche Fall. Bei Kräuterstengeln bleibt öfter der organische Zusammenhang an der Knickstelle erhalten; das umgeknickte Stück lebt dann fort, indem es sich durch negativen Geotropismus wieder mehr oder weniger aufwärts krümmt. Auch können aus dem unteren Theile des Stengels Seitenknospen sich zu Stengeltrieben entwickeln. Blätter, von der gewöhnlichen dünnen krautartigen Beschaffenheit werden durch den Hagel entweder ganz abgerissen oder durchlöchert oder zerfetzt, die Blätter des Getreides und anderer Gräser entweder der Länge nach zerrissen oder am Grunde durchschnitten, die Blattscheiden oft herabgeschlagen und dadurch die jungen Aehren entblösst. Aus den Getreideähren werden die Körner herausgebrochen, so dass die kahle Spindel stehen bleibt. An den voluminöseren Theilen der Succulenten bringen die Hagelstücke nur eine ihrer Grösse entsprechende Wunde oder Contusion hervor, welche Jahre lang sichtbar bleibende schadhafte Stellen hinterlassen. An Holzpflanzen bewirkt der Hagel ausser allerlei Verstümmelungen am Laub und den dünneren Zweigen Quetschwunden an Zweigen und Aesten, indem an jeder von einem Hagelstück getroffenen Stelle Rinde, Bast und Cambium abgeschunden oder durch Zerquetschung getödtet werden. Solche Wunden heilen schwer durch Ueberwallung, indem sie häufig Ausgangspunkte tiefer sich erstreckender Fäulniss oder Desorganisation werden; Krebs, Gummi- oder Harzfluss entwickeln sich oft aus solchen Wunden und können später zu einem fortschreitenden Siechthum solcher Zweige und Aeste Veranlassung geben. Endlich sehen wir auch reifende Früchte, zumal Obst, durch Hagelverwundungen schadhafte Stellen bekommen. Auch der **Samenbruch der Weinbeeren** kann vom Hagel veranlasst werden, indem das Fleisch der jungen Beere an der Stelle, wo es durch den Schlag eines Hagelkornes getödtet ist, sich nicht ausbildet, so dass die Beere relativ kleiner bleibt und die Samen ein Stück aus der Schale hervorbrechen.[1])

Der **Schnee** hat auf die Pflanzen nur dann einen schädlichen Einfluss, wenn er durch seine Masse mechanisch zerstörend wirkt, wie beim **Schneebruch** in den Forsten, besonders an Fichten und Tannen, wo durch die Last des Schnee- und Eisanhanges dem Baume die Aeste brechen oder er selbst im Gipfel oder tiefer am Stamme gebrochen wird, und wie bei den **Lawinen**. Letztere richten entweder eine radicale Verwüstung an, indem Waldstriche durch

[1]) Vergl. Mohr, Bot. Zeitg. 1872, pag. 130.

sie vollständig niedergemäht werden, oder sie bringen in engen Alpenthälern, an Stellen, wo Schneestürze eine regelmässig wiederkehrende Erscheinung sind, eigenthümliche Wuchsverhältnisse hervor: nur jüngere, biegsame Hochstämmchen bleiben erhalten und stehen alle schief nach vorn, thalabwärts gebogen, im Gipfel gebrochen oder nur an der thalabwärts gekehrten Seite beästet, dazwischen Krüppelformen von Buchen und dergl., welche durch die Lawinen fortwährend verstümmelt, zu niederen dichtbuschigen Sträuchern geworden sind, ähnlich den künstlich verschnittenen oder durch Wild verbissenen.

B. Luftbewegungen.

Die Folgen heftigen Sturmes an den Bäumen sind entweder Windfall oder Windbruch. Ersterer bezeichnet das Umstürzen des ganzen Baumes unter theilweiser Lösung der Wurzeln aus dem Boden, letzterer das Brechen des Baumes in der Krone, oder in einzelnen Aesten oder tiefer am Stamme unter Stehenbleiben der Wurzeln und wenigstens des unteren Stammstücks. Die den Windfall verursachende Entwurzelung hängt sowol von der Wurzelbildung des Baumes als auch von der Beschaffenheit des Bodens ab. Alle Bäume, welche keine tiefgehende Pfahlwurzel, sondern eine mehr in der oberen Bodenschicht entwickelte Bewurzelung haben, daher vor allen unsere Nadelbäume, unterliegen unter sonst gleichen Umständen dem Windfall viel leichter als die tiefwurzeligeren Laubbäume. Auch tritt derselbe um so eher ein, je weniger kräftig und gesund der Wurzelbau ist; darum werden auch die aus Stecklingen erzogenen Bäume leichter entwurzelt, weil sie nicht wie die Sämlinge eine normale Pfahlwurzel, sondern nur Seitenwurzeln erzeugen können. Die Beschaffenheit des Bodens kommt insofern in Betracht, als Bäume, die auf flachgründigem Gebirgsboden wegen des nahe anstehenden felsigen Untergrundes in einer sehr dünnen Bodenschicht ihre Wurzeln bilden müssen, vom Sturme viel leichter geworfen werden als die, welche sich auf tiefgründigem Boden bewurzeln konnten. Auch erhöht jeder leichte, lockere Boden (besonders Sand) die Gefahr des Windfalles im Verhältniss zu schwereren festeren Bodenarten. Windbruch tritt leichter ein an Bäumen, welche spröde, brüchige Aeste besitzen als an solchen, deren Aeste biegsamer sind; am leichtesten aber erliegen ihm hohle oder kernfaule Stämme und Aeste. Die Bruchstellen liegen bald an der Ursprungsstelle eines Astes, bald von derselben entfernt und stellen selbstverständlich keine glatten Flächen, sondern Zersplitterungen dar; bisweilen werden Streifen von Splint und Rinde von der Bruchstelle aus weit herab am Aste oder Stamme abgeschält, oder es kommt eine Zerspaltung des Astes oder Stammes zu Stande. Es handelt sich also hierbei meist um Wunden, welche am schwersten heilen und in der Folge oft zu Krankheiten oder zu Wundfäule (pag. 402) führen. Ueberdies werden durch Stürme an den Bäumen, besonders während der Wachsthumsperiode, auch viele kleinere Theile abgebrochen, als Blüthen, Blätter und ganze beblätterte Zweiglein. Verwundungen von Blättern, wobei diese zwischen den Seitennerven eine Reihe von Löchern zeigen oder gänzlich fiederförmig eingerissen sind, ähnlich denen, die oben als Frostwirkungen angeführt wurden, werden von CASPARY[1]), der dies bei Rosskastanien, und von MAGNUS[2]), der es an Rothbuchen bemerkte, als Folgen der Reibung der noch gefalteten jungen

[1]) Bot. Zeitg. 1869. No. 13.

[2]) Verhandl. bot. Ver. d. Prov. Brandenb. XVIII. S. IX.

Blätter bei Sturm betrachtet. CASPARY will es nach Sturm, wobei kein Frost herrschte, beobachtet haben.

Die Folge des Windfalles und Windbruches ist je nach Umständen und je nach der Baumspecies verschieden. Windfall hat den Tod zur Folge, sobald der Baum nicht mehr genügend im Boden bewurzelt ist, also die Wurzeln grösstentheils mit ausgehoben oder abgerissen sind. Wenn vom Sturm geworfene Fichten und Tannen noch einigermaassen mit den Wurzeln befestigt geblieben sind und ernährt werden können, so vegetiren sie unter eigenthümlichen Formen weiter. Ist der Baum in horizontaler Lage auf den Boden hingestreckt, so bekommen mehrere der an der zenithwärts gekehrten Seite des Stammes entspringenden ungefähr vertical stehenden Aeste die Fähigkeit unter kräftigerer Entwicklung senkrecht aufwärts fort zu wachsen, wie eine Hauptachse, und sich mit horizontal abstehenden Zweigen zu bekleiden, so dass auf dem gefallenen Stamme eine Reihe kleiner secundärer Bäumchen aufgewachsen ist, die dann gewöhnlich am Grunde Wurzel schlagen und selbständig werden können, wenn die sie trennenden Stücke des Hauptstammes trocken geworden sind. Dieselben Wuchsverhältnisse sah SCHÜBLER[1]) auch an einer umgestürzten Birke. Wenn Fichten, welche an schmalen Absätzen steiler Felswände gewachsen sind, geworfen werden, so hängen sie bisweilen kopfüber an der Felswand herunter, während der Gipfeltrieb durch Geotropismus in fast halbkreisförmiger Krümmung sich aufgerichtet hat und vertical nach oben weiter gewachsen ist.

Die Folgen des Windbruches sind im Allgemeinen schon oben im Kapitel von den Wunden angedeutet worden. Es ist dort die Rede davon, dass die Nadelhölzer den abgebrochenen Gipfel durch einen aufwärts wachsenden Seitentrieb zu ersetzen suchen, dass sie aber mit wenig Ausnahmen nicht die Fähigkeit besitzen, durch Adventivknospen unter den Wundstellen den Verlust älterer Aeste zu ersetzen, daher zu Grunde gehen, wenn ihnen der Sturm die ganze Krone abgebrochen hat, weil sie aus dem Stocke keine Ausschläge zu bilden vermögen, dass dagegen die Laubhölzer dadurch nicht getödtet werden, weil sie Stockausschläge machen. Die bedeutendste Einwirkung auf die Baumform haben die Stürme an der Baumgrenze in den Gebirgen und im hohen Norden, sowie an den Meeresküsten, weil bei den hier herrschenden heftigen Stürmen der Windbruch zu einem ständigen immer wiederkehrenden Ereigniss wird. An der Baumgrenze auf den Gebirgen können sich die Fichten, selbst die alten mit schenkeldicken Stämmen nicht über einen oder wenige Meter erheben: ihr Gipfel wird immer verbrochen, und fast alle sind hier gipfeldürr. Die Beästung ist vorwiegend einseitig, und zwar sind die Aeste aller Individuen nach einer und derselben Himmelsgegend gekehrt. In unseren norddeutschen Gebirgen, wie auf dem Brocken, auf den Kuppen des Erzgebirges und auf dem Kamme des Riesengebirges, ist das die östliche Richtung, weil hier die herrschenden Stürme aus Westen kommen und der Sturm nothwendig zur Folge hat, dass die ihm entgegen strebenden Aeste gebrochen werden, während er auf die an der entgegengesetzten Seite des Stammes befindlichen nur als Zug wirken und ihnen daher weniger schaden kann. Alle diese Krüppel sind vom Boden an beästet, und gerade diese untersten Aeste sind, weil sie in dem Heide- und Vacciniengestrüpp oder zwischen den umherliegenden Steinblöcken, im Winter unter dem Schnee den besten Schutz gegen Sturm finden, die längsten und wohlgebildetsten und gehen um den ganzen Stamm herum. An den exponirtesten Stellen im Gebirge verlieren die Fichten das ganze Stämmchen bis auf einen niedrigen Stock, der nie einen Gipfeltrieb aufbringt und an welchem nur ein oder ein paar nahe übereinanderstehende Astquirle dicht auf dem niederen Gestrüpp sich ausbreiten, so dass man bequem über diese Fichten hinwegschreiten kann. Im Riesengebirge fand ich über den Schneegruben die letzten Versuche der Fichte in einer Gebirgshöhe, die schon weit über der Baumgrenze lag (bei ungefähr 4400 Fuss); sie bringt es hier nur zu liegenden Trieben, die sich auf dem Moose und über Steinblöcke hinbreiten. Ganz ähnliche Krüppelformen nimmt die Lärche an der Baumgrenze in den Nordländern an, wie aus den Beschreibungen in MIDDENDORFF's Sibirischen Reisen (pag. 601—606) hervorgeht. Derselbe unterscheidet ebenfalls kriechende Formen, die auf oder unter dem Moose leben und in dieser Form ebenfalls noch jenseits der Baumgrenze angetroffen wurden, und aufrechte, grade oder gebückte Formen, welche gipfeldürr und ast- und laubarm sind. Von den letzteren werden wieder verschiedene Gestalten beschrieben, unter denen die sonderbarsten die

[1]) Pflanzenwelt Norwegens, pag. 166 u. 184.

spalierbaumartigen sind, bei denen die Zweige, die zum Theil der ganzen Stammlänge gleichkommen, nach zwei Seiten hin stehen, an unsere Spalierbäume erinnernd, worin sich die herrschende Windrichtung ausspricht.

C. Blitzschlag.

Das Einschlagen des Blitzes in die Bäume stellt sich immer als eine grobe Verwundung dar, die aber in ihrer Form in den einzelnen Fällen verschieden ist. Diese Unterschiede glaubte COHN[1]), dem wir eine Zusammenstellung eigener und fremder Beobachtungen über diese Phänomene verdanken, nur aus der Intensität des Blitzstrahles und nicht aus der specifischen Natur des Baumes ableiten zu müssen. Neuerlich hat aber DANIEL COLLADON[2]) eine Reihe von Beobachtungen mitgetheilt über Blitzschläge, welche im Thale des Genfer Sees hauptsächlich die italienischen Pappeln, Eichen, Ulmen, Birnbäume und Fichten betroffen hatten, aus denen unzweifelhaft hervorgeht, dass für die einzelnen Baumarten eine gewisse charakteristische Art besteht, wie sie vom Blitze verwundet werden, wiewol die Blitzschläge, welche ein und dieselbe Baumart betreffen, immer auch in den einzelnen Fällen mancherlei Unterschiede zeigen, die von der individuellen Natur des Baumes, von äusseren Verhältnissen und wol auch von der Natur der electrischen Entladung abhängig sein mögen. So bleibt bei der italienischen Pappel (*Populus pyramidalis*, ROZ.) der ganze obere Theil der Krone unversehrt, und erst etwa in einer Höhe von 6 bis 8 Meter über dem Boden beginnt die am Stamme herablaufende Verwundung. Die Ulmen werden mehrere Meter unter dem unverletzt bleibenden Gipfel getroffen. Bei den Eichen aber schlägt der Blitz in die am meisten vorstehenden Aeste des Gipfels, bricht diese Aeste zum Theil und tödtet sie, und nahe unter den getroffenen Aesten beginnt die herablaufende Blitzspur. Letztere ist bei allen diesen Bäumen ein in senkrechter oder spiraliger Richtung laufender, bald schmälerer, bald breiterer Streifen, an welchem die Rinde abgerissen, der Splint entblösst oder wol auch zum Theil mit abgeschlagen ist. In der Mitte des Streifens befindet sich eine einige Millim. breite und mehrere Centim. tiefe Spalte. Bei den Eichen können diese Spalten zu einem Zerspällen des Stammes senkrecht zur Oberfläche führen, oder es werden die Jahresringe von einander getrennt, oder auch in beiden Richtungen tritt Spaltung des Holzes ein, so dass ein besenartiges Bündel vieler dünner Splitter entsteht. An den Rändern des Wundstreifens ist die Rinde in einer gewissen Breite vom Splint abgehoben; ja es kommt vor, dass die gesammte Rinde vom Stamme abgeschlagen und der Splint ringsum entblösst wird. Blitzschläge in Birnbäume sind in verschiedenen Formen beobachtet worden, von denen das eine Extrem war, dass der ganze Baum bis auf einige mit den Wurzeln in Verbindung stehende Splitter verschwand, das andere, dass nur einige abgelöste Rindefetzen an Stamm und Aesten vorhanden waren. Die Blitzspur verläuft am Stamm bis in den Boden oder endigt wol auch schon oberhalb desselben. Der spiralige Verlauf derselben hängt mit dem schiefen Verlauf der Holzfasern zusammen. COHN (l. c.) nahm an, dass der Hauptstrom der Electricität durch die Cambiumschicht gehe und deren Wasser in Dampf verwandele, die Blitzspur nur die Stelle sei, wo die Rinde der Explosion den geringsten Widerstand leistet. CASPARY[3]) und DANIEL COLLADON (l. c.) machen dagegen wol mit Recht geltend, dass die

---

[1]) Einwirkung des Blitzes auf Bäume. Denkschr. d. schles. Ges. f. vaterl. Cult. Bresl. 1853.

[2]) Mém. de la soc. de Phys. et d'hist. nat. de Genève, 1872, pag. 511 ff.

[3]) Schriften d. phys.-ökon. Ges. zu Königsberg, 1871, pag. 69. ff.

herablaufende Wunde die Blitzbahn selbst sei, weil der elektrische Strom beim Durchschlagen schlechter Leiter sich zusammenzuziehen pflegt, auch die Beschaffenheit der Wunden dafür spricht, dass sie vom Blitz direkt verursacht sind, und weil vielfach die Cambiumschicht nicht in ihrer Totalität verletzt wird.

Eine Entzündung oder Verkohlung durch den Blitz kommt nur bei solchen Bäumen vor, an denen todtes, trockenes Holz vorhanden ist.

Die Folgen des Blitzschlages sind nicht nothwendig tödtliche. Wo die Krone und der Stamm erhalten und die Verwundung des Cambiums auf einen schmalen Streifen beschränkt ist, ist die Lebensfähigkeit des Baumes nicht vernichtet. Zahlreiche Fälle sind bekannt, wo vom Blitze getroffene Bäume mit dem Leben davongekommen sind. Der Wundstreifen am Stamme wird dann von beiden Rändern her überwallt. Dass Bäume, die vom Blitze irgend stärker zerschmettert oder ihrer Rinde ringsum entkleidet sind, eingehen, ist selbstverständlich.

Nach den von Daniel Colladon (l. c.) gesammelten Notizen haben Blitzschläge in Weinberge, Wiesen und Aecker für die Pflanzen keine tödtliche Wirkung. In den Weinbergen bilde sich eine weithin erkennbare kreisrunde Stelle, auf welcher die Weinstöcke nur ziegelrothe Flecken auf den Blättern zeigen und in deren Mitte aufgewühlte Erde und umgeworfene Pfähle die Wirkung des Blitzes erkennen lassen. In Wiesen und Aeckern sind nur einzelne, besonders die am höchsten vorragenden Pflanzentheile getödtet, zerrissen und vertrocknet, die niederen Pflanzen aber, abgesehen von aufgewühlten Bodenstellen, an denen der Rasen emporgehoben sein kann, unversehrt.

---

3. Abschnitt.

Krankheiten, welche durch andere Pflanzen hervorgebracht werden.

Parasitische Pilze.

Im Reiche der Pilze giebt es eine sehr grosse Anzahl Arten, welche Schmarotzer, Parasiten sind, d. h. auf lebenden Körpern anderer Organismen wachsen und zu ihrer Entwicklung nothwendig dieses lebenden Bodens bedürfen, weil sie die erforderliche Nahrung aus den Bestandtheilen des befallenen Körpers nehmen müssen. Man nennt daher die von einem Schmarotzer befallene Pflanze dessen Wirth oder Nährpflanze. Wir finden nun fast bei allen pflanzenbewohnenden Schmarotzerpilzen, dass durch die Ansiedelung, durch die Ernährung und die Entwicklung des Parasiten, die auf Kosten der Nährpflanze stattfinden, Störungen der Lebensprozesse verschiedener Art an der letzteren hervorgebracht werden, die meistens den Charakter ausgeprägter Krankheiten haben. Ueber die ursächliche Beziehung der Schmarotzerpilze zu diesen Krankheiten besteht im Grossen und Ganzen heutzutage kein Zweifel mehr. Dass man früher, wo Niemand wusste, dass die in Rede stehenden krankhaften Bildungen Pilze sind oder solche enthalten, nach anderen Ursachen suchte, ist selbstverständlich. Aber auch nachdem Persoon in seiner 1801 erschienenen *Synopsis Fungorum* viele dieser Krankheiten, besonders die Brand- und Rostbildungen, zum ersten

Male als Pilze bezeichnet hatte, wurde jene Beziehung nicht sobald erkannt. Die mangelhafte Kenntniss der Entwicklung dieser Pilze verleitete zu der Ansicht, dass dem Auftreten derselben schon eine krankhafte Veränderung vorausgegangen sein müsse, und dass die abnorme Bildungsthätigkeit der Pflanze endlich in diese Pilzgebilde gleichsam ausarte, die letzteren durch Urzeugung aus der veränderten Pflanzensubstanz hervorgehen, also weit weniger die Ursache als die Folge oder das Symptom der Krankheit seien. Die 1833 erschienene Schrift UNGER's »Die Exantheme der Pflanzen« vertritt auf das bestimmteste diese Anschauung; auch MEYEN's Pflanzenpathologie (1841) ist noch in derselben befangen. Erst ungefähr seit Anfang der 50ger Jahre ist besonders durch die Arbeiten TULASNE's, DE BARY's und KÜHN's der Beweis vielfältig erbracht worden, dass diese Pilze gleich anderen Pflanzen durch Keime sich fortpflanzen, nur aus diesen sich von neuem bilden und erst durch ihre Entstehung und Entwicklung die krankhaften Veränderungen an ihrer Nährpflanze hervorbringen. Die unzweifelhafteste Beweisführung beruht in dem Gelingen des künstlichen Infectionsversuches; es werden die Keime (Sporen) des parasitischen Pilzes auf eine gesunde Pflanze gebracht, und wenn dieselben hier zu einem neuen Pilz sich entwickeln, und dadurch zugleich die charakteristische Krankheit an der Pflanze hervorgebracht wird, während andere unter sonst gleichen Verhältnissen gehaltene, gleichentwickelte Individuen derselben Pflanzenart Pilz und Krankheit nicht zeigen, so ist in streng exacter Weise die Infectionskraft des Pilzes bewiesen. Für viele pilzliche Infectionskrankheiten der Pflanzen besitzen wir solche Beweise, für zahlreiche andere freilich noch nicht; doch darf für diese letzteren das gleiche Verhältniss angenommen werden, wenn folgende Umstände gegeben sind, die uns als Wahrscheinlichkeitsgründe einstweilen genügen können. Jede von einem Parasiten erzeugte Krankheit ist ausnahmslos von demselben begleitet. Das erste Auftreten des Pilzes geht den pathologischen Veränderungen voraus; insbesondere wenn die Krankheit an einem Pflanzentheile allmählich sich ausbreitet, ist der Pilz bereits in den an der Grenze liegenden noch nicht erkrankten Partieen vorhanden. Wir werden also mit Hülfe dieser Kriterien uns vor dem schon in der Einleitung (S. 332) angedeuteten Irrthume schützen, die nur als Saprophyten an bereits abgestorbenen Pflanzentheilen sich ansiedelnden Pilze als Veranlasser von Krankheiten zu betrachten.

Da die Pilze in der Encyklopädie ihre besondere Bearbeitung finden, so muss hier alles das, was sich auf die allgemeine Morphologie und Biologie der Schmarotzerpilze bezieht, als bekannt vorausgesetzt werden und kann nur insoweit zur Sprache kommen, als es in direkter Beziehung steht zu den pathologischen Einwirkungen, welche durch diese Organismen hervorgerufen werden. Dagegen wären die einzelnen Pilzformen, soweit sie als Ursache bestimmter Pflanzenkrankheiten erkannt sind, hier namhaft zu machen. Es interessirt daher in erster Linie zu wissen, wie die Hauptgruppen der Klasse der Pilze in dieser Beziehung sich verhalten. Eine vollständige Aufzählung aller bekannten pflanzenbewohnenden Schmarotzerpilze würde die hier gezogenen Grenzen weit überschreiten, hätte auch bei der grossen Uebereinstimmung der pathologischen Effecte, welche vielfach zahlreiche nahe verwandte Parasitenspecies zeigen, nur untergeordnetes Interesse für die Pathologie. Die an anderer Stelle dieses Werkes gegebene Darstellung der Pilze ist somit in mehreren Beziehungen als Ergänzung zu dem Nachstehenden zu betrachten.

Hinsichtlich der Art, wie die Schmarotzerpilze ihre Nährpflanze bewohnen,

sei erinnert an den Unterschied der Epiphyten, welche auf der freien Aussenseite der Pflanzenorgane wachsen, und der Endophyten, bei denen das Ernährungsorgan (Mycelium) im Innern des Pflanzentheiles sich befindet, hier entweder nur zwischen den Zellen (intercellular), oder die Zellmembranen durchbohrend auch innerhalb der Zellen wachsend. Die Fortpflanzungsorgane der Schmarotzerpilze, d. h. die Organe, welche die Keime oder Sporen erzeugen, sind wegen der eigenthümlichen Beschaffenheit, die sie bei jedem Pilze haben, oft eines der Hauptsymptome der Krankheit, und die bei vielen Pilzen herrschende Pleomorphie dieser Organe und der dadurch bedingte Generationswechsel in der Entwicklung des Pilzes sind für die Pathologie der parasitären Krankheiten von hoher Wichtigkeit. Die Sporen der Schmarotzerpilze sind gemäss dem Gesagten die Elemente, aus denen sich dieselben immer von neuem erzeugen. Die in Rede stehenden Krankheiten sind daher ansteckender Natur, und die Sporen stellen das Contagium dar.

Eine Pflanze wird von einem Schmarotzerpilz entweder dadurch befallen, dass das in der Nachbarschaft schon vorhandene Mycelium auf oder in die Nährpflanze gelangt. So besonders bei Parasiten unterirdischer Organe, wo sich oft das Mycelium von Wurzel zu Wurzel verbreitet. Bei allen Schmarotzerpilzen aber, welche oberirdische Organe bewohnen, wird die Uebertragung fast immer durch die Sporen vermittelt. Letztere gelangen aber nur an die freie Oberfläche des Pflanzentheiles. Ein wirkliches Eindringen der Sporen selbst findet, auch bei Endophyten, nicht statt. Davon machen nur manche Schwärmsporen eine Ausnahme, welche direkt die Membran einer Epidermiszelle oder einer Alge durchbohren und in die Nährzelle einschlüpfen, um nun in derselben sich weiter zu entwickeln. Viele andere Schwärmsporen werden vor der Keimung zu ruhenden Sporen, sie bekommen eine Sporenhaut und verhalten sich dann allen übrigen mit fester Membran versehenen Sporen gleich. Bei diesen ist es immer der Keimschlauch, welcher vermöge seines Spitzenwachsthums ins Innere der Nährpflanze eindringt. Hat der Pflanzentheil Spaltöffnungen, so nimmt jener oft seinen Weg durch diese natürlichen Poren und gelangt durch sie in die Intercellulargänge des inneren Gewebes, oder der Keimschlauch bohrt sich direkt durch eine Epidermiszelle ein. Hinsichtlich des Pflanzentheiles, den der Parasit ergreift, zeigen die einzelnen Arten dieser Pilze ein für jeden charakteristisches Verhalten. Selbstverständlich wird dadurch das Wesen der Krankheit mit bestimmt, so dass diese Verhältnisse von hervorragendem pathologischen Interesse sind. Der Parasit überschreitet entweder den Ort seines Eindringens nur wenig, er und somit auch die Erkrankung, die er bewirkt, bleiben auf eine kleine Stelle, auf ein einzelnes Organ beschränkt. Es kann dies eine Blüthe oder ein Blüthentheil, ein Flecken auf einem Blatte oder einem Stengel sein. Oder zweitens, der Pilz beginnt seine Entwicklung und Zerstörung zwar auch von einem gewissen Punkte aus, greift aber allmählich immer weiter um sich, so dass er endlich einen grösseren Theil der Pflanze einnimmt und krank macht. Oder drittens, der Parasit dringt zwar an einem bestimmten Punkte in die Nährpflanze ein, bewirkt aber daselbst keine krankhaften Veränderungen, verbreitet sich vielmehr mittelst seines Myceliums in der Pflanze weiter, um endlich in einem anderen, wiederum bestimmten Organe der Nährpflanze, welches sogar am weitesten von der Eintrittsstelle entfernt liegen kann, seine vollständige Entwicklung, insbesondere seine Fruchtbildung zu erreichen, und gewöhnlich ist es dann dieses Organ der Nährpflanze, welches allein zerstört wird, während der

übrige vom Pilze durchwucherte Theil nicht merklich erkrankt (z. B. Brandpilze).

Bemerkenswerth ist ferner der Umstand, dass im Allgemeinen jeder Schmarotzerpilz seine bestimmte Nährpflanze hat, auf welcher allein er gedeiht und in der Natur gefunden wird und für welche allein er somit gefährlich ist. Allerdings kommen viele Parasiten auf nahe verwandten Arten, manche auf allen Arten einer Gattung vor; auch können nahe verwandte Gattungen, von einer und derselben Parasitenspecies befallen werden, mit anderen Worten dieselbe Krankheit bekommen, besonders in solchen Familien, deren Gattungen eine grosse nahe Verwandtschaft haben, wie bei den Gräsern, Papilionaceen, Umbelliferen etc. Selten aber ist der Fall, dass ein Parasit Pflanzen aus verschiedenen natürlichen Familien befallen kann (z. B. manche Erysiphe-Arten).

Die Wirkung, welche die Schmarotzerpilze an ihren Nährpflanzen hervorbringen und die ebenfalls bei jedem Parasiten genau bestimmte sind, lassen sich unter folgende Gesichtspunkte bringen:

1. Der Pilz vernichtet die Lebensfähigkeit der Nährzellen nicht, bringt auch an ihnen keine merkliche Veränderung hervor, weder im Sinne einer Verzehrung gewisser Bestandtheile der Zelle, noch im Sinne einer Hypertrophie derselben. Die Zelle fährt auch in ihren normalen Lebensverrichtungen anscheinend ungestört fort, und der ganze Pflanzentheil zeigt nichts eigentlich Krankhaftes. Dieses ist der seltenste und ein nicht eigentlich der Pathologie angehöriger Fall, der z. B. bei einigen Chytridiaceen und Saprolegniaceen gefunden wird; er geht ohne Grenze in den nächsten über.

2. Die Nährzellen und der aus ihnen bestehende Pflanzentheil werden weder in ihrer ursprünglichen normalen Form noch in ihrem Bestande, soweit er sich auf das Scelett der Zellhäute bezieht, alterirt; aber der Inhalt der Zellen wird durch den Parasiten ausgesogen. Enthielten die Zellen Stärkekörner, so verschwinden dieselben; waren Chlorophyllkörner vorhanden, so zerfallen diese unter Entfärbung und lösen sich auf, nur gelbe fettartige Kügelchen zurücklassend, das Protoplasma vermindert sich oder schrumpft schnell zusammen, ein Zeichen dass diese aussaugende Wirkung das Protoplasma und damit die ganze Zelle tödtet. Letztere büsst daher zugleich ihren Turgor ein, sie fällt mehr oder weniger schlaff zusammen, verliert leicht ihr Wasser und wird trocken, wobei oft der Chemismus an den todten Zellen seine Wirkung äussert, indem der zusammengeschrumpfte Rest des Zellinhaltes, bisweilen auch die Zellmembranen sich bräunen. Diese Einwirkung, die am besten als Auszehrung bezeichnet werden kann, hat für den betroffenen Pflanzentheil eine Entfärbung, ein Gelbwerden, wenn er grün war, oft ein Braunwerden, ein Verwelken, Zusammenschrumpfen und Vertrocknen, oder faulige Zersetzung bei saftreichen Theilen oder in feuchter Umgebung zur Folge.

3. Der Pilz zerstört das Zellgewebe total, auch die festen Theile, die Zellmembranen desselben. Dies geschieht, indem die Pilzfäden in ausserordentlicher Menge die Zellmembranen in allen Richtungen durchbohren und sie dadurch zur Auflösung bringen, zugleich auch im Innern der Zellen in Menge sich einfinden, so dass schliesslich das üppig entwickelte Pilzgewebe an die Stelle des verschwundenen Gewebes der Nährpflanze tritt. Die Folge ist eine vollständige Zerstörung, ein Zerfall des ergriffenen Pflanzentheiles.

4. Der Parasit übt auf das von ihm befallene Zellgewebe eine Art Reiz, eine Anregung zu reichlicherer Nahrungszufuhr von den benachbarten Theilen

her und zu erhöhter Bildungsthätigkeit aus, er bewirkt eine Hypertrophie (S. 436), das Umgekehrte der beiden vorigen Fälle. Die Pflanze leitet nach dem von dem Pilze bewohnten Theile soviel bildungsfähige Stoffe, dass nicht bloss der Parasit dadurch ernährt wird, sondern auch der Pflanzentheil eine für seine Existenz hinreichende, ja oft eine ungewöhnlich reichliche Ernährung erhält. Es tritt nämlich meist eine vermehrte Zellenbildung ein, der Pflanzentheil vergrössert sich, zuweilen in kolossalen Dimensionen und fast immer in eigenthümlichen, abnormen Gestalten, und die Gewebe solcher Theile sind oft ausserdem noch reichlich mit Stärkekörnern erfüllt. Mit dieser Vergrösserung des von ihm bewohnten Organes wächst und verbreitet sich auch der Pilz in ihm. Man nennt alle solche durch einen abnormen Wachsthumsprozess entstehende locale Neubildungen an einem Pflanzentheile oder Umwandelungen eines solchen, in welchem der dieses verursachende Parasit lebt, Gallen oder Cecidien, und wir nennen daher die hier zu besprechenden mit Beziehung auf ihre Ursache Mycocecidien. Nach ihrer ursprünglichen Bedeutung würde die Bezeichnung Galle besonders da am Platze sein, wo die von dem Parasiten verursachte und bewohnte Bildung mehr wie ein scharf abgegrenztes besonderes Organ an einem Pflanzentheile auftritt. Allein die grosse Mannigfaltigkeit dieser Bildungen verbietet hier eine enge Grenze zu ziehen, wir müssen den Begriff Galle in der weitesten, durch die obige Definition bezeichneten Bedeutung nehmen Jede wie nur immer beschaffene durch einen Schmarotzerpilz bedingte Neubildung, die sich im normalen Zustande nicht zeigt, verdient die Bezeichnung Mycocecidium. Selbstverständlich lässt sich hiernach keine feste Grenze zwischen Galle und Nichtgalle ziehen. Selbst folgende eigenthümliche Veränderung, welche manche Schmarotzerpilze an ihrer Nährpflanze hervorbringen, ist von den Gallen nicht auszuschliessen: die ganze Pflanze oder ein vollständig beblätterter Spross ist von dem Parasiten durchwuchert und wächst zn einem anscheinend gesunden, aber mit ganz fremdartigen Merkmalen ausgestatteten Spross heran, die sich besonders in einer anderen Blattbildung und im Sterilbleiben aussprechen und wonach man die Pflanze für eine ganz andere Species halten könnte (z. B. die von *Aecidium Euphorbiae* degenerirten Sprosse, die durch *Aecidium elatinum* hervorgebrachten Hexenbesen der Weisstanne). Für die Nährpflanze bedeuten die Mycoceciden jedenfalls einen Verlust an werthvollen Nährstoffen, denn die Galle steht ganz im Dienste des Parasiten; endlich wird sie von diesem ausgezehrt und stirbt ab oder ihr Gewebe wird nach der unter 3. genannten Art vom Pilze wirklich zerstört, sobald dieser darin das Ende seiner Entwicklung erreicht. Sind aber durch die Gallenbildung Pflanzentheile ihrer normalen Function entzogen, so wird auch durch die Störung der letzteren Schaden gestiftet. So kann insbesondere wenn Blüthen oder Früchte zu Mycocecidien degeneriren, Unfruchtbarkeit die Folge sein.

Kapitel 1.

Die durch Chytridiaceen verursachten Krankheiten.

Die Parasiten einfachsten Baues, die wir gegenwärtig in der Ordnung der Chrytridiaceen vereinigen, sind in pathologischer Beziehung zu unterscheiden in diejenigen, welche Wasserpflanzen, besonders Algen bewohnen (die Gattungen *Chytridium* und Verwandte), und in diejenigen, welche in Epidermiszellen phanero-

gamer Landpflanzen sich entwickeln (die Gattung *Synchytrium.)* Beide bringen verschiedene krankhafte Wirkungen hervor.

Die Chytridiaceen der ersten Kategorie veranlassen gewisse Krankheiten der Algen.[1]) Bei den zur Gattung *Chytridium* gehörigen Formen sehen wir, dass die einzellige Chytridie epiphyt auf der Algenzelle lebt, indem sie dieser entweder nur äusserlich ansitzt oder mit einem wurzelartigen Fortsatz durch die Membran in das Innere der Algenzelle eindringt. Diese Parasiten, die besonders auf Oedogonien, Spirogyren, *Zygnema*, Closterien etc. vorkommen und bisweilen in zahlreichen Individuen auf einer Zelle sitzen, bewirken in manchen Fällen eine kaum bemerkbare, in anderen eine sehr entschiedene Desorganisation des Inhaltes der Nährzelle, wobei dieser seine normale Anordnung verliert, zusammenschrumpft, mehr oder weniger missfarbig wird, was den Tod der Algenzelle zur Folge hat. Diejenigen Chytridien, welche die Gattungen *Olpidium*, *Olpidiopsis*, *Rozella*, *Rhizidium* ausmachen, sind endophyt, sie entwickeln sich im Protoplasma der Nährzelle, aus welcher sie nur mit einem röhrenförmigen Fortsatz hervorragen, durch welchen die Zoosporen ausschlüpfen. Bei diesen ist die krankhafte Wirkung von zweierlei Art. Die einen desorganisiren und tödten den Inhalt der von ihr befallenen Nährzelle in der vorhin angedeuteten Weise, entweder gänzlich oder bei grossen Nährzellen, wie das *Olpidium (Chytridium) rhizinum* SCHENK in *Vaucheria*-Zellen, nur den vom Parasiten eingenommenen Theil des Protoplasma, von dem sich dann der gesunde Theil oft durch eine Scheidewand abgrenzt. Die anderen bewirken eine Hypertrophie der Nährzelle, die einfachste Form eines Mycocecidiums; so z. B. *Olpidium sphacelarum*, KNY[2]) in der Scheitelzelle von *Cladostephus*- und *Sphacelaria*-Arten, die in Folge dessen sich keulenförmig verlängert, *Olpidium tumefaciens*, MAGNUS[3]) in angeschwollenen Wurzelhaaren und anderen Zellen von *Ceramium*-Arten, sowie die von CORNU[4]) kennen gelehrten Formen von *Olpidiopsis*, *Rozella* und *Woroninia* in kolbigen oder bauchigen Anschwellungen der Schläuche von Saprolegniaceen. Bei allen diesen Parasiten geschieht die Infection durch die Zoosporen, welche von der erwachsenen Chytridie erzeugt werden und sich sogleich wieder auf Algenzellen festsetzen, bei den endophyten Arten durch die Membran in das Innere der Nährzelle eindringen.

Die Arten der Gattung *Synchytrium* sind Parasiten in Epidermiszellen oberirdischer Theile, besonders der Stengel und Blätter sehr verschiedenartiger Phanerogamen. Die von dem Parasiten bewohnte Epidermiszelle vergrössert sich um das Vielfache ihrer normalen Grösse, und oft vermehren und vergrössern sich auch die Nachbarzellen der Epidermis und des subepidermalen Gewebes und überwuchern jene, so dass sehr kleine Gallen in Form gelber oder dunkelrother Wärzchen oder Knötchen entstehen. Für das Leben des Pflanzentheiles sind dieselben nicht merklich nachtheilig, und nur wo sie in sehr grosser Menge nahe beisammen sich bilden, werden sie auffallender und können ein Blatt in seiner normalen Formbildung hemmen.

---

[1]) Ueber diese Parasiten schrieben hauptsächlich: A. BRAUN, Abhandlgn. d. Berliner Akad. 1855, pag. 28 ff. und Monatsber. d. Berliner Akad. 1856, sowie SCHENK, Verhandl. d. phys.-medic. Gesellsch. zu Würzburg 1857. VIII. — Ausserdem vergleiche man noch NOWAKOWSKI, Beitr. z. Kenntniss d. Chytridiaceen in COHN's Beitr., z. Biol. d. Pfl. II.

[2]) Sitzungsber. d. Gesellsch. naturf. Freunde zu Berlin, 21. Nov. 1871.

[3]) Sitzungsber. d. Gesellsch. naturf. Freunde zu Berlin, 1872.

[4]) Ann. des sc. nat. 5. sér. T. XV. 1872.

Die Entwicklung der Synchytrien bei denen zwei Generationen gebildet werden und die mittelst Dauersporen überwintern, ist in dem von den »Pilzen« handelnden Theil der Encyklopädie beschrieben.[1]) Da die Fortpflanzung nur durch Schwärmsporen, also durch im Wasser lebende Keime erfolgt, so findet die Uebertragung dieser Pilze auf die Nährpflanze nur durch Vermittelung des Wassers statt. Daher verbreiten sich dieselben nicht so weit, wie diejenigen, deren Sporen durch die Luft verweht werden; ihr Auftreten ist immer nur auf jeweils nahe beisammen stehende Individuen beschränkt und folgt der Verbreitung des Wassers auf dem Boden. SCHRÖTER (l. c.) führt mehrere dies bestätigende Beobachtungen an. Die Gallenbildungen, welche die einzelnen Synchytrien hervorrufen, scheinen für die Species derselben charakteristisch zu sein, doch dürfte auch die Verschiedenheit der Nährpflanze hierauf von Einfluss sein. Bei der Mehrzahl der Synchytrien, z. B. dem auf vielen Pflanzen verbreiteten *Synchytrium aureum* SCHRÖT., ist das Protoplasma durch Oeltröpfchen gelbroth gefärbt, daher die Gallen meist goldgelbe Farbe haben. Bei anderen, wie z. B. *S. Anemones* WORON. auf *Anemone nemorosa,* ist es farblos, aber der Zellsaft der Gallenzellen enthält einen dunkelvioletten Farbstoff, so dass die Gallen als fast schwarze Wärzchen erscheinen. Specielleres ist bei SCHRÖTER (l. c.) zu finden.

Kapitel 2.
Die durch Saprolegniaceen verursachten Krankheiten.

Unter den Saprolegniaceen giebt es einige pflanzenbewohnende Parasiten, welche mit ihren Schläuchen im Inneren der Zellen wachsen, die Zellmembranen durchbohren und von einer Zelle zur andern dringen, wol auch an der Oberfläche des Pflanzentheiles hervortreten können. Auch diese Pilze (vergl. die Abhandlung Pilze) pflanzen sich durch Zoosporen fort, und da diese nur im Wasser sich entwickeln, so geschieht auch hier die Infection gesunder Pflanzen mit dem Parasiten durch Vermittelung des Wassers oder des feuchten Bodens. Von manchen ist auch die Bildung geschlechtlich erzeugter Oosporen bekannt, welche Dauersporen sind. Diese Parasiten bewohnen theils verschiedene Algen, theils den Thallus von Lebermoosen, theils Vorkeime von Gefässkryptogamen, theils endlich Stengel von Phanerogamen. Kaum eine pathologische Veränderung bringt in *Pellia epiphylla* ein Parasit hervor, den ich *Saprolegnia Schachtii* nenne.[2]) In dem dicksten mittleren Theile des Thallus, an welchem unterseits die Wurzelhaare stehen, wuchern die sehr ungleich dicken, scheidewandlosen, reich verzweigten Fäden, in Menge aus den Wurzelhaaren in den Thallus eindringend, weite Strecken in demselben, vorwiegend in der Richtung gegen die Spitze des Thallus hin wachsend, auch aus den Wurzelhaaren wieder austretend und nach anderen Individuen sich verbreitend und gewöhnlich den ganzen Moosrasen inficirend. An diesem ist äusserlich nichts Krankhaftes zu erkennen, man würde keinen Pilz in ihm vermuthen. Im Gewebe sieht man keine Wirkung weiter, als dass die Stärkekörner der befallenen Zellen aufgelöst, etwa vorhandene Chlorophyllkörner stärkelos, übrigens intact sind. Die übrigen Arten haben an ihren Nährpflanzen deutlich krankhafte Störungen zur Folge, die sich als auszehrende und allmählich tödtende

---

[1]) Die Originalarbeiten auf diesem Gebiete sind: DE BARY und WORONIN in Berichte der naturf. Gesellsch. zu Freiburg 1863. III., Heft 2., und SCHRÖTER, in COHN's Beitr. z. Biol. der Pfl., I., pag. 1 ff.

[2]) In der von SCHACHT (Anatomie und Physiologie d. Gew. I. Taf. III. Fig. 8.) gegebenen Abbildung eines Durchschnittes durch einen *Pellia*-Thallus ist ein Pilzschlauch sichtbar, welcher unzweifelhaft obigem Parasiten angehört.

Wirkungen darstellen. Der Zellinhalt wird desorganisirt, die Zellmembran verliert ihren Turgor, die Pflanzentheile werden daher missfarbig, welken und sterben ab. So bei den vorzüglich in Spirogyren, Cladophoren und anderen Chlorophyllalgen lebenden Formen von *Pythium*[1]), *Lagenidium*[1]), *Aphanomyces*[2]), *Achlyogeton*[3]), *Saprolegnia de Baryi*, WALZ[4]) und *Ancylistes Closterii*[5]), ferner bei *Pythium Equiseti*, SADEB. in Vorkeimen von *Equisetum*[6]) und *Pythium circumdans*, LOHDE[7]) in Farnprothallien, endlich bei *Pythium de Baryanum*, HESSE[8]), welches Keimpflanzen verschiedener Phanerogamen, wie *Camelina*, *Trifolium repens*, *Spergula arvensis*, *Panicum miliaceum* und *Zea Mais* befällt.

Kapitel 3.

Die durch Peronosporeen verursachten Krankheiten.

Sämmtliche Peronosporeen sind pflanzenbewohnende Parasiten, ihre Wirthe phanerogame Landpflanzen aus den verschiedensten Familien. Alle haben ein endophytes, einzelliges, schlauchförmiges und verzweigtes Mycelium, welches intercellular wächst, jedoch bei manchen Arten Haustorien ins Innere der Zellen treibt. Alle entwickeln an der Oberfläche des befallenen Pflanzentheiles Fortpflanzungsorgane, die zur Verbreitung durch die Luft dienen: sich abschnürende, einzellige, nahezu kugelige, farblose oder blassgefärbte Conidien, welche bei der Keimung einen Keimschlauch treiben oder sich als Sporangien verhalten, indem sie Zoosporen bilden. Ausserdem besitzen die meisten Geschlechtsorgane, von denen Oosporen erzeugt werden. Diese bilden sich am Mycelium im Innern der befallenen Pflanzentheile und fungiren als Dauersporen: nach Ablauf des Winters aus den verwesten Pflanzenresten, in denen sie enthalten waren, frei geworden, keimen sie unter Bildung von Schwärmsporen. Sowol die aus den Conidien, als auch die aus den Oosporen stammenden Schwärmer verwandeln sich unter Ausscheidung einer Zellmembran in ruhende Sporen, welche mittelst Keimschlauchs keimen, der in die Nährpflanze eindringen und dadurch die Infection mit dem Pilze bewirken kann. Ueber Specielleres der Morphologie der Peronosporeen belehrt der auf die Pilze bezügliche Theil der Encyklopädie.

Alle Peronosporeen verursachen ausgeprägte Krankheiten. Denn sie sind sämmtlich von sehr intensiver Wirkung auf die Nährpflanze, indem sie die Gewebe rasch tödten; der Inhalt der Zellen wird desorganisirt, die Membranen verlieren ihren Turgor, der Pflanzentheil wird missfarbig, welk und verdirbt, oft unter Fäulnisserscheinungen. In denjenigen Pflanzentheilen, in denen der Pilz die

---

[1]) Vergl. SCHENK, in Verhandl. d. phys. medic. Gesellsch. Würzburg, 14. Nov. 1857, pag. 12 ff, und PRINGSHEIM in Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. I., pag. 289.

[2]) Vergl. DE BARY in Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. II. pag. 179.

[3]) SCHENK, in Bot. Zeitg. 1859, pag. 398.

[4]) Bot. Zeitg. 1870, pag. 537.

[5]) PFITZER in Monatsber. d. Berliner Akad. Mai 1872.

[6]) Sitzungsber. d. bot. Ver. d. Prov. Brandenburg, 28. Aug. 1874, und COHN's Beitr. z. Biologie d. Pfl. I., Heft 3, pag. 117 ff.

[7]) Verhandl. d. bot. Sect. d. 47. Vers. deutsch. Naturforscher u. Aerzte zu Breslau 1874. vergl. Bot. Zeitg. 1875, pag. 92.

[8]) *Pythium de Byaranum*, ein endophytischer Schmarotzer. Halle 1874.

Oosporen erzeugt, bewirkt er bisweilen zunächst eine Hypertrophie: Grössenzunahme und Gestaltsveränderung der Theile; die so missgebildeten Organe sind ihren normalen Functionen entzogen und sterben nach Reifung der Oosporen.

I. Die Kartoffelkrankheit oder Kartoffelfäule. Die wichtigste Peronosporee ist *Phytophthora infestans* DE BY (*Peronospora infestans*, CASP.), welche die eben genannte Krankheit verursacht. Letztere ergreift sowol das Kraut als auch die Knollen der Kartoffelpflanze. In beiden Fällen ist es derselbe Pilz, welcher als Parasit im Gewebe und als Ursache der Erkrankung ausnahmslos gefunden wird. Die Krankheit tritt zuerst in der Form der Blattkrankheit, Krautverderbniss oder des Schwarzwerdens des Krautes auf. Ungefähr vom Ende Juni an zeigen sich, zunächst an einzelnen Stöcken braune Flecken auf den Blättern, die an Umfang zunehmen. Der gebräunte Theil welkt und schrumpft zusammen; er ist total abgestorben. Die Häufigkeit der Flecken und die Grösse der vorhandenen nimmt immer mehr zu; auch an Blattstielen und am Stengel zeigen sie sich; schneller oder langsamer wird das Kraut schwarzbraun und stirbt ab; bei trockenem Wetter vertrocknet es, bei feuchtem beginnt es unter widerlichem Geruch zu faulen. Oft ist das ganze Kraut eines Ackers lange vor der Ernte abgestorben und schwarz. In der ganzen nächsten Umgebung jedes gebräunten Fleckens findet sich das aus einzelligen, stellenweise verzweigten, 0,003—0,0045 Millim. dicken Schläuchen bestehende Mycelium der *Phytophthora* zwischen den Mesophyllzellen. Es wächst in centrifugaler Richtung in die gesunden Partien weiter, und man überzeugt sich, dass seiner Anwesenheit erst die Erkrankung der von ihm berührten Zellen nachfolgt. In den schon völlig getödteten Partien ist es ebenfalls abgestorben, da es als Parasit nur im lebendigen Gewebe seine Ernährungsbedingungen findet. In dieser noch lebendigen Zone rings um den kranken Flecken bildet der Pilz auch seine Conidienträger: eine weissliche schimmelartige Zone, welche das unbewaffnete Auge rings um die braunen Stellen erkennt, zeigt das Vorhandensein dieser Organe an. Die Conidienträger treten aus den Spaltöffnungen und an Stellen, wo dergleichen nicht vorhanden sind, auch unmittelbar durch die Epidermis hervor, einzeln oder in Büscheln als höchstens 1 Millim. hohe Stämmchen, welche unmittelbare Fortsetzungen der Mycelschläuche sind und gegen ihre Spitze zu baumförmig in mehrere Aeste verzweigt sind. An der Spitze jedes Astes werden die ovalen, durchschnittlich 0,027 Millim. langen Conidien abgeschnürt, und zwar mehrere successiv nach einander, indem der Zweig nach jeder Abschnürung um ein Stück weiter in die Länge wächst, wobei jede Abschnürungsstelle durch eine schwach flaschenförmige Anschwellung kenntlich bleibt. Die Krautverderbniss hat nicht nothwendig die Erkrankung der Knollen zur Folge; doch ist unter solchen Umständen selbstverständlich der Knollenertrag ein geringerer. Meistens aber tritt auf Aeckern, deren Laub vorzeitig schwarz geworden, auch die Knollenfäule oder Zellenfäule in verschiedenem Grade auf. Die frischen Knollen zeigen entweder bräunliche, etwas eingesunkene, verschieden grosse Flecken an der Schale, wobei auf dem Durchschnitte das Gewebe daselbst meist nur in geringer Tiefe unter der Schale gebräunt, der übrige Theil der Knolle noch gesund ist. Oder man bemerkt äusserlich noch gar kein sicheres Zeichen der Krankheit, nur eine oft kaum merkliche Missfarbigkeit; aber auf dem Durchschnitte zeigen sich in der Rinde bis zu den Gefässbündeln einzelne, kleine isolirte oder zusammenhängende braune Flecken. Der mikroskopische Befund ist hierbei ganz der analoge, wie im kranken Blatte: um und in den braunen Stellen des Knollenfleisches bemerkt man die Schläuche des *Phytophthora*-Myceliums. Fructification tritt zwar auf der Kartoffelschale gewöhnlich nicht ein; man kann aber den Pilz leicht dazu veranlassen, wenn man eine durchschnittene kranke Knolle in einem feuchten Raume liegen lässt; auf der Schnittfläche erscheinen dann von den Mycelschläuchen ausgehend Conidienträger, denjenigen auf den Blättern gleich. Wenn anhaltend nasse Witterung herrscht, so kann die Krankheit der Knollen schon im Boden vor der Ernte zum Theil bis zu vollständiger Fäulniss fortschreiten. An denjenigen Knollen aber, die mit jenen ersten Anfängen der Krankheit geerntet worden sind, greift die letztere während der Aufbewahrung der Knollen im Winter in den Mieten oder Kellern weiter um sich. Die Bräunung nimmt an Umfang zu und dringt hier und da tiefer in die Knolle ein; letztere verdirbt endlich unter Fäulnisserscheinungen. Sind die Aufbewahrungsräume trocken, so schrumpft die Knolle zu einer bröckeligen Masse zusammen, was man als trockene Fäule bezeichnet. In feuchter Umgebung verwandelt sie sich in eine jauchige, übelriechende

Masse, welche Erscheinung die **nasse Fäule** genannt wird. Meistens siedeln sich, zumal auf den trockenfaulen Knollen gewisse Schimmelpilze an, welche in Form weisser Polster hervorbrechen und später gelbliche, zimmtfarbene oder bläuliche Farbe annehmen. Am häufigsten bestehen diese Schimmel aus *Fusisporium Solani*, MART., und *Acrostalagmus cinnabarinus*, CORDA (*Spicaria Solani*, HARTING). Mit dem Parasiten der Kartoffelkrankheit hängen diese in keiner Weise zusammen; sie sind reine Fäulnissbewohner.

Dass durch die Infection mittelst der Conidien der *Phytophthora* sowol die Blatt- wie die Knollenkrankheit erzeugt und verbreitet wird, ist sicher nachgewiesen. Für jene ist dies zuerst durch DE BARY[1]) geschehen. Derselbe hat beobachtet, dass die Conidien auf Wassertropfen (also auch auf Thau- und Regentropfen) sehr rasch keimen, theils mittelst Keimschlauches, theils unter Zoosporenbildung; auch hat er das Eindringen der Keime in das Kartoffelblatt und ihre Entwicklung zum Mycelium verfolgt, sowie durch Aussaat von *Phytophthora*-Conidien auf gesunde Kartoffelblätter diese künstlich mit Kartoffelkrankheit inficirt. Die Infection gesunder Knollen mit dem Pilze ist zuerst von SPEERSCHNEIDER[2]) ausgeführt worden. Aus den Versuchen desselben geht auch hervor, dass es zur Infection nicht erforderlich ist, dass die Sporen direkt auf die Knolle gebracht werden; auch Aufstreuen der Sporen auf die Erde über der Stelle, unter welcher eine Knolle liegt, genügt, um durch das den Boden durchsickernde Wasser Keime zu den Knollen gelangen zu lassen.

Die Ueberwinterung der *Phytophthora infestans* geschieht durch das in den Knollen perennirende Mycelium, und mit den Saatknollen gelangt der Pilz wieder auf den Acker. In den während des Winters in den Aufbewahrungsräumen liegenden kranken Kartoffeln verbreitet sich das Mycelium weiter, so lange diese der Krankheit noch nicht erlegen sind. Der Pilz hat aber hier auch Gelegenheit und günstige Bedingungen, Conidienträger zu entwickeln und durch Conidien sich fortzupflanzen. An etwaigen Wundstellen der kranken Flecken, sowie auf den jungen Anfängen der Triebe, die sich Ende Winters aus den Augen zu entwickeln beginnen, und in die das Mycelium aus den kranken Knollen eingedrungen ist, können Conidienträger zum Vorschein kommen.[3]) Diese Conidien können nun theils noch während der Aufbewahrung gesunde Knollen und Triebanfänge inficiren, theils werden sie sich bei der Aussaat mit auf die Felder verbreiten und hier auf den jungen Trieben geeignete Bedingungen für ihre Entwicklung finden. Noch sicherer gelangt aber der Pilz durch das in den Saatknollen lebende Mycelium auf den Acker, denn es ist auch bei der sorgfältigsten Auslese der als Saatgut zu verwendenden Kartoffeln unmöglich, jede kranke Stelle einer Knolle zu bemerken. DE BARY[4]) hat nachgewiesen, dass in der That das Mycelium in den Saatkartoffeln durch die jungen Triebe emporwächst und hier endlich die Krankheit des Laubes erzeugt. Es kommt daher vor, dass schon beim Austreiben der Knollen einzelne, junge schwarzgewordene Triebe gefunden werden, welche das Mycelium massenhaft enthalten und leicht Conidienträger erscheinen lassen. Diese ersten Anfänge genügen bei der von nun an wachsenden Vermehrungsfähigkeit des Pilzes, um denselben früher oder später zu auffallenderer Erscheinung zu bringen. DE BARY[5]) hat dies auch bei Pflanzungen im freien Lande constatirt: im März inficirte Knollen wurden im April ausgepflanzt; einzelne der getriebenen Sprossen wurden braun und enthielten das Mycelium; von diesen aus wurde dann schon im Mai eine weitergehende Erkrankung der Blätter beobachtet. Diesen Ergebnissen widerstreiten nicht die von Anderen gemachten Beobachtungen, wonach kranke Saatkartoffeln gesunde Pflanzen ergeben haben;[6]) es ergiebt sich vielmehr daraus nur, dass das Mycelium aus einer kranken Knolle nicht nothwendig auch in den Trieben emporwachsen muss, was übrigens schon aus den DE BARY'schen Versuchen hervorgeht. Wovon dies abhängt, ist nicht näher bekannt; dass äussere Umstände von Einfluss darauf sein können, geht z. B. aus der Beobachtung KÜHN's[7])

---

[1]) Die gegenwärtig herrschende Kartoffelkrankheit. Leipz. 1861, pag. 16—26.
[2]) Bot. Zeitg. 1857, pag. 121.
[3]) Vergl. KÜHN, Zeitschr. d. landw. Centralver. d. Prov. Sachsen 1871. Nr. 11.
[4]) Kartoffelkrankheit, pag. 48 ff.
[5]) Journal of Botany 1876, pag. 105 ff.
[6]) Vergl. z. B. REESS, Zeitschr. d. landw. Centralver. d. Prov. Sachsen 1872. Nr. 4.
[7]) Berichte aus d. physiol. Laborat. des landw. Inst. d. Univers. Halle. 1872.

hervor, wonach frühreife Kartoffelsorten, die zur gewöhnlichen Zeit gelegt waren, zeitig von der Krankheit zerstört wurden, während dieselben Sorten, ungewöhnlich spät gepflanzt, nur wenig zu leiden hatten.

Die auf dem Laube der Kartoffeläcker entstehenden Conidien sind zur Ueberwinterung des Pilzes nicht geeignet, da sie, wie Versuche ergeben haben, schon nach wenigen Wochen ihre Keimfähigkeit verlieren. Wohl aber könnte an Oosporen des Kartoffelpilzes gedacht werden, da diese Organe bei allen Peronosporeen, wo sie vorkommen, als Dauersporen fungiren und zur Ueberwinterung bestimmt sind. Dergleichen sind aber trotz eifriger Nachforschungen bis jetzt nicht mit Sicherheit gefunden worden. Neuerdings behauptet zwar eine Reihe englischer Mykologen[1]) die fraglichen Oosporen der *Phytophthora* gefunden zu haben und zwar in kartoffelkranken Blättern, die man im Wasser faulen liess. Es geht aber aus diesen Angaben und besonders aus DE BARY'S[2]) einschlägigen Mittheilungen nur hervor, dass in allen in Fäulniss übergehenden Theilen der Kartoffelpflanze Pilzbildungen mit Oogonien und Oosporen auftreten, welche theils unzweifelhaft bestimmte andere Pilze sind (so namentlich eine von DE BARY *Pythium vexans* genannte Saprolegniacee), theils wenigstens keinen Zusammenhang mit der *Phytophthora* erkennen lassen. Auch fand SADEBECK[3]) in Kartoffelpflanzen eine Saprolegniacee mit Oogonien, *Pythium autumnale*, SADEB. (vielleicht mit dem *Pythium Equiseti*, SADEB. identisch), welche ähnliche Krankheitserscheinungen wie die *Phytophthora* hervorrief. Nach alle dem ist die Oosporen-Frage der Peronosporee der Kartoffelkrankheit bis jetzt noch unentschieden. Jedenfalls reicht auch die Thatsache, dass das Mycelium der *Phytophthora* in den Knollen überwintert, vollkommen aus, um das Wiedererscheinen des Pilzes in jedem Jahre zu erklären.

Ausser auf der Kartoffelpflanze lebt die *Phytophthora* bei uns noch auf einigen anderen Arten *Solanum*, jedoch fast nur auf solchen, welche mit jener die süd- oder mittelamerikanische Heimat theilen, so besonders auf mehreren in den Gärten gezogenen Arten, und auf den cultivirten Tomaten *(Solanum Lycopersicum)*, deren Blätter oft dadurch erkranken. Nach DE BARY lässt sich der Pilz kümmerlich auch auf *Solanum Dulcamara* cultiviren, meidet aber übrigens streng unsere einheimischen Nachtschattenarten. Ferner fand ihn BERKFLEY auf den Blättern von *Anthocercis viscosa*, einer neuholländischen Scrofularinee, und DE BARY in einem Garten bei Strassburg auf der chilenischen Scrofularinee *Schizanthus Grahami*. Auf allen diesen Pflanzen ruft der Pilz dieselben Krankheitssymptome hervor, und auf keiner ist er mit Oosporen gefunden worden.

Es geht daraus hervor, dass *Phytophthora infestans* bei uns nicht ursprünglich einheimisch war. In der Heimat der Kartoffel, den Hochländern des wärmeren Amerika's kennt man die Krankheit von jeher. Die Einwanderung des Pilzes in die alte Welt hat wahrscheinlich mit den Knollen stattgefunden. In Europa ist die Kartoffelkrankheit zwar erst in dem nassen Sommer 1845 allgemein bekannt geworden, nachdem sie schon 1843 und 1844 in Nord-Amerika besorgnisserregend aufgetreten war. In jenem Jahre brach sie epidemisch in allen kartoffelbauenden Ländern Europas aus und dauerte in gleich verheerender Weise bis 1850; seitdem tritt sie, wenn auch weniger heftig, in jedem Jahre, in trockenen Sommern schwächer, in feuchten stärker auf. Aber es ist unzweifelhaft, dass sie schon vor 1845 in Europa gewesen ist und erst in diesem Jahre durch ihre Verbreitung und Heftigkeit die allgemeine Aufmerksamkeit auf sich gezogen hat.

Bei dem Einfluss, den die Witterung und der Boden auf die Kartoffelkrankheit haben, spielen die wichtigste, wenn nicht einzige Rolle die Feuchtigkeitsverhältnisse. Alles, was einen dauernd hohen oder plötzlich sich steigernden Feuchtigkeitsgrad der Luft und des Bodens bewirkt (regenreiche Sommer, nasse Witterung, eingeschlossene Lagen, feuchter Boden), befördern die Krankheit in hohem Grade. Das steht vollständig im Einklange mit dem, was wir über den Einfluss der Feuchtigkeit auf die Entwicklung des Pilzes wissen: wasserdampfreiche Luft ruft die Bildung der Conidienträger reichlich hervor, trockene Luft kann sie ganz vereiteln; die Keimung der Conidien, die Bildung der Schwärmsporen, das Eindringen der Keime in die Kartoffelpflanze ist nur bei Gegenwart tropfbarflüssigen Wassers (Regen und Thau) möglich.

---

[1]) Vergl. SMITH in Gardeners Chronicle 1875, 10. Juli, und 1876, Bd. VI. pag. 10—12 und 39—42, sowie BERKFLEY, ebenda 1876, Bd. V. pag. 402.

[2]) Journal of Botany, 1876, pag. 105. ff.

[3]) Bot. Zeitg. 1876, pag. 268.

Ausser Zweifel ist eine verschiedene Empfänglichkeit einzelner Kartoffelsorten für die Krankheit; so sind besonders die dünnschaligen weissen Sorten der Ansteckung mehr ausgesetzt als die dickschaligeren rothen. Worauf das beruht, ist bis jetzt keineswegs genauer erforscht. Unzweifelhaft hat auch der Entwicklungszustand des Pflanzentheiles einen Einfluss, indem das Mycelium in jungen, zarten Geweben sich rascher zu verbreiten vermag, als in solchen, welche bereits durch die weitere Ausbildung dickere und festere Membranen bekommen haben.

Um der Kartoffelkrankheit entgegenzuarbeiten, ist die Auswahl möglichst gesunden Saatgutes fast das Einzige, aber auch das Erfolgreichste, was in unserer Macht steht. Durch möglichste Trockenhaltung der Aufbewahrungsräume wird die Ausbreitung der Krankheit unter den Knollen im Winter verlangsamt werden.

II. Durch andere Peronosporeen verursachte Krankheiten. Die übrigen Arten der Gattungen *Phytophthora* und *Peronospora*, deren jede ihre eigenen Nährpflanzen hat, bringen auf diesen ganz ähnliche Veränderungen hervor, wie sie die Kartoffelkrankheit zeigt, und sind daher als Veranlasser verderblicher und ansteckender Krankheiten besonders auch auf verschiedenen Culturpflanzen von Wichtigkeit. Von diesen[1]) seien nur namhaft gemacht: *Phytophthora Fagi*, R. HARTIG, die Ursache der Buchencotyledonenkrankheit[2]) *Peronospora nivea*, DE BY. auf Umbelliferen, unter anderen auf Petersilie, Kerbel, Möhren, *P. Sempervivi*, SCHENK[3]) auf *Sempervivum*-Arten, *P. viticola*, DE BY. in Nordamerika auf dortigen Rebenarten[4]), *P. gangliformis*, DE BY. auf Compositen, z. B. Gartensalat, Cichorien etc., *P. Cactorum*, LEB. et COHN, eine Fäule der Cactusstämme veranlassend[5]), *P. parasitica*, DE BY. auf vielen Cruciferen, unter anderen auf Leindotter und Raps, gemein auf *Capsella bursa pastoris*, *P. viciae*, DE BY. auf Wicken, Linsen, Erbsen, *P. effusa*, DE BY. auf *Atriplex*, *Spinacia* etc., *P. Trifoliorum*, DE BY. auf *Trifolium*, *Medicago*, *Melilotus*, *Orobus*, *P. violacea*, DE BY. in den Blütentheilen von *Dipsacus pilosus* und *Knautia arvensis*, *P. Radii*, DE BY. in den Strahlblüthen von *Tripleurospermum*, *P. arborescens*, DE BY. auf *Papaver*-Arten, *P. obovata* BONORD. auf *Spergula arvensis*, *P. Schachtii*, FUCKEL auf den Herzblättern der Runkelrüben[6]), *P. sparsa*, BERK. auf den Blättern der Rosen. Allen diesen Krankheiten ist auch das Symptom gemeinsam, dass durch die aus den Spaltöffnungen hervortretenden, baumförmig verzweigten Conidienträger ein weisslicher, grauer oder bläulichgrauer schimmelartiger Ueberzug an den erkrankten Theilen hervorgebracht wird. Die zur Gattung *Cystopus* gehörigen Arten dagegen sind durch die rein weissen, durch die Epidermis hervorbrechenden, zusammenhängenden Conidienlager ausgezeichnet (indem die einfach keulenförmigen, je eine Conidienreihe abschnürenden Conidienträger zahlreich in einer ausgebreiteten Schicht beisammenstehen), und wegen dieses Symptomes hat man die betreffenden Krankheiten auch als weissen Rost bezeichnet. Von diesen ist *Cystopus candidus*, LÉV. auf zahlreichen Cruciferen, am gemeinsten auf *Capsella bursa pastoris*, erwähnenswerth, besonders wegen der Hypertrophien und Missbildungen, welche die Theile der Blüthen und des Blüthenstandes erleiden, wenn der Pilz in ihnen die Oosporen bildet.

Kapitel 4.

Die durch Discomyceten verursachten Krankheiten.

I. Gymnoasci.

In dieser Familie sind die niedrigsten Ascomyceten vereinigt, bei denen die Sporenschläuche nicht an einem eigentlichen Fruchtkörper gebildet werden. Die einfachsten Formen, wie *Ascomyces Tosquinetii*, WESTEND. *(Exoascus Alni*,

---

[1]) Vergl. ausser den genannten Schriftstellern auch DE BARY, Recherches s. l. développement de quelques Champ. parasites. Ann. des sc. nat. 4. sér. T. XX.

[2]) Zeitschr. f. Forst- und Jagdwesen, VIII. 1875, pag. 121.

[3]) Bot. Zeitg. 1875, pag. 691 ff.

[4]) FARLOW, Referat in JUST bot. Jahresb. für 1877, pag. 98.

[5]) COHN's Beitr. z. Biol. d. Pfl. I., pag. 51.

[6]) KÜHN, Zeitschr. des landw. Centralver. d. Prov. Sachsen, 1872.

de By.) auf den Blättern der Erlen und *Taphrina aurea*, Fr. auf den Blättern von *Populus nigra*, sind sogar einzellige myceliumlose Pilze, die nur aus der zum Ascus werdenden Zelle bestehen, welche bei jenem innerhalb einer Epidermiszelle sich entwickelt, bei diesem mit einem kurzen wurzelartigen Fortsatz zwischen denselben sitzt[1]). Die Sporenschläuche wachsen aus der Epidermis hervor und bilden dann ihre Sporen. Sie treten auf dem Blatte gesellig, in grosser Zahl beisammen auf, aber jeder ist hier ein Pilzindividuum für sich. Die Arten von *Exoascus* dagegen besitzen ein echtes Mycelium, dessen Fäden endophyt in dem befallenen Pflanzentheile wuchern und zahlreiche Zweige abgeben, die sich zwischen die Epidermis und die Cuticula eindrängen und zu Sporenschläuchen entwickeln, welche die Cuticula emporheben, durchbrechen und dicht gedrängt beisammen stehend hervorwachsen. Bei allen parasitischen *Gymnoasci* verleihen die zahlreichen über die Epidermis hervorragenden Sporenschläuche der befallenen Stelle ein Aussehen, als wäre sie mit einem sehr feinen grauen Schimmel oder Reif bedeckt. Die oben genannten blattbewohnenden Arten, sowie *Exoascus deformans*, Fuckel auf den Blättern des Pfirsichbaumes, des Kirschbaumes und der *Prunus Chamaecerasus* verursachen an den von ihnen bewohnten Blattstellen in mehr oder minder hohem Grade eine Hypertrophie des Gewebes, derart, dass dasselbe in der Richtung der Blattfläche stärker wächst, was zur Folge hat, dass das Blatt buckel- oder blasenförmig aufgetrieben oder faltig gekräuselt wird, ähnlich wie es viele Blattlausarten bewirken. Bei dieser Kräuselkrankheit sterben die deformirten Blätter und Blattstellen zeitiger ab, als es normal der Fall ist. An den von *Ascomyces Tosquinetii* bewohnten Erlenblättern wird sogar oft keine Hypertrophie bewirkt: die befallenen runden Flecken verlieren ihr Chlorophyll, werden bräunlich, dürr und zerfallen sehr bald von selbst, so dass das übrigens noch grüne Blatt durchlöchert wird. *Exoascus Pruni*, Fuckel, befällt dagegen die unreifen Früchte der Pflaumenbäume und bewirkt eine Missbildung derselben, die unter dem Namen Taschen, Narren, Schoten oder Hungerzwetschen bekannt ist, d. s. bald spindelförmige, gerade oder gekrümmte, bald wie eine Schote zusammengedrückte, bis fingerlange, kernlose, innen hohle Gebilde mit unregelmässig runzeliger Oberfläche und von bleicher, gelblicher oder röthlicher Farbe, welche ungeniessbar sind und frühzeitig verderben und abfallen. Die Veränderung wird nach de Bary[2]) schon wenige Wochen nach der Blüthe bemerkbar. Von dieser Zeit an findet sich das Mycelium des Pilzes im Weichbaste der Gefässbündel; später verbreitet es sich im ganzen Fruchtfleische und bildet endlich an der ganzen Oberfläche der deformirten Frucht die dicht beisammenstehenden Sporenschläuche. Das Eindringen der Sporenkeime ist noch nicht beobachtet worden. Das Mycelium lässt sich bis in den Zweig, an welchem die Taschen sitzen, zurückverfolgen. Das Gleiche finde ich bezüglich des Myceliums der anderen *Exoascus*-Art, welche die Kräuselkrankheit des Pfirsichbaumes verursacht. Es spricht dies für ein Perenniren des Myceliums. Die Heilung solcher Bäume würde dann nur durch Zurückschneiden der kranken Zweige zu erzielen sein. Durch frühzeitiges Sammeln der Taschen, beziehentlich der deformirten Blätter würde man die Verbreitung der Krankheit aufhalten.

---

1) Vergl. Magnus in Hedwigia, 1874, pag. 135.

2) Beitr. z. Morphol. d. Pilze. I, pag. 33.

II. Parasitische Peziza-Arten.

Die Gattung *Peziza* ist leicht kenntlich durch ihre napf- oder becher- oder trichterförmigen Fruchtkörper, welche auf der freien Oberseite die runde, aus einer Schicht von Sporenschläuchen und Paraphysen bestehende sogenannte Scheibe tragen. Ihre genauere Morphologie ist in der Abhandlung über die Pilze zu finden. Bei den parasitischen Arten sind diese becherförmigen Ascosporenfrüchte, die kurz Becher genannt werden mögen, meist von mässiger Grösse, bei manchen sehr klein. Die Krankheitsarten, welche diese Pilze verursachen, richten sich in erster Linie nach der verschiedenen Entwicklungsweise derselben und mögen nach dieser classificirt werden.

A. *Peziza*-Arten, welche keine Sclerotien und daher ihre Becher unmittelbar auf dem befallenen Pflanzentheile bilden.

1. Der Lärchenkrebs. Diese Krankheit wird nach WILLKOMM[1]) durch *Peziza calycina*, SCHUM., hervorgerufen, deren Mycelium im Rindegewebe der kranken Stellen wächst, zunächst zwischen den Zellen, später auch in dieselben eindringend. Der Krebs erscheint als eine abnorm verdickte, aufgeborstene, Harz ergiessende Rindestelle. Er kommt besonders an jüngeren, bis 15jährigen Lärchen vor. In den Krebsstellen stirbt die Rinde bis ins Cambium und in den Splint ab. Die sich bildenden Ueberwallungswülste werden dann auch vom Pilz ergriffen, und die Krebsstelle vergrössert sich. Die über einer solchen Stelle stehenden Zweige bekommen gelbe Nadelbüschel und sterben von den Spitzen aus ab. Die Pflanzen können, besonders jüngere, schon im ersten Jahre oder nach mehrjährigem Verlaufe der Krankheit zu Grunde gehen. An den Krebsstellen brechen die zahlreichen 2—5 Millim. breiten, aussen weisswolligen, mit gelber bis orangenrother Scheibe versehenen Becher hervor.

2. Blätterbewohnende und Blattfleckenkrankheiten erzeugende *Peziza*-Arten. Es giebt einige Pezizeen, welche in lebenden grünen Pflanzentheilen, besonders Blättern von Kräutern schmarotzen und hier eine gelbe, braune oder schwarze Entfärbung der Blattmasse veranlassen, die von einzelnen Punkten beginnend fleckenweis sich ausbreitet. Auf den Flecken bilden sich die sehr kleinen stiellosen, aus dem Substrate hervorbrechenden, fleischig weichen, kahlen Becher *(Pseudopeziza*, FUCKEL).

Pseudopeziza Bistortae, FUCKEL, an Blättern von *Polygonum Bistorta* auf grossen schwarzen Flecken *(Xyloma Bistortae*, DC.), die von einem braunen Hof umgeben sind. — *Ps. Saniculae*, NIESSL., auf gelben oder braunen Blattflecken von *Sanicula europaea*. — *Ps. Trifolii*, FUCKEL, auf braunen bis schwärzlichen, trocken werdenden Flecken der Blätter von *Trifolium pratense* und *repens*, u. a. A.

B. *Peziza*-Arten, welche Sclerotien bilden.

Eine Gruppe parasitischer *Peziza*-Arten ist dadurch ausgezeichnet, dass ihre Becher nicht unmittelbar an dem in der Nährpflanze vegetirenden Mycelium entstehen, sondern dass der Pilz sein Leben in der Nährpflanze beschliesst unter Uebergang in einen zur Ueberwinterung bestimmten Dauerzustand des Myceliums in der Form sogenannter Sclerotien (vergl. die Abhandlung Pilze). Nach einer Ruheperiode keimen die Sclerotien, d. h. sie treiben unmittelbar die Ascosporenfrüchte in Form gestielter Becher, deren Sporen dann sogleich keimfähig sind

---

[1]) Die mikroskopischen Feinde des Waldes. II. pag. 167 ff.

und sich wiederum zu einem parasitischen Mycelium entwickeln können. Die Krankheiten, welche diese Pilze veranlassen, sind daher gewöhnlich dadurch sehr charakteristisch, dass an den durch den Parasiten getödteten Pflanzentheilen die meist ansehnlichen, schwarzen, knollenförmigen Sclerotien inwendig oder äusserlich ansitzend gefunden werden (Sclerotienkrankheiten), dass aber *Peziza*-Becher an den erkrankten Theilen nicht vorhanden sind; wol aber bilden manche Arten an der Nährpflanze eine andere Sporengeneration, Conidienträger, welche Formen der alten Schimmelgattung *Botrytis* darstellen, und deren Conidien ebenfalls die Fortpflanzung des Pilzes und die Uebertragung der Krankheit bewirken. Das meist kräftig entwickelte Mycelium dieser Pilze wächst vorzüglich in Stengelorganen, aber auch in unterirdischen Theilen, ist meist von sehr heftiger, rasch tödtender Wirkung auf die Zellen des Parenchyms und bringt daher schnelles Welken, Missfarbigwerden, Absterben und Vertrocknen oder Faulen der ergriffenen Theile hervor. Nicht von allen der hier zusammengestellten sclerotienbildenden Schmarotzer ist der Entwicklungsgang in der soeben skizzirten Weise bekannt; namentlich ist von vielen noch keine Ascosporenfrucht aus den Sclerotien erzogen worden. Ihre Stellung an diesem Orte ist daher noch fraglich, jedoch nicht unwahrscheinlich.

1. Die Sclerotienkrankheit des Rapses, durch *Peziza sclerotioides*, Lib. verursacht. Diese Krankheit mag vorangestellt werden als diejenige, bei welcher die vollständigsten Angaben über die Entwicklung des Parasiten und über die Krankheitsgeschichte gemacht werden können. Dieselbe ist neuerdings bei Leipzig beobachtet und als Früh- oder Nothreife des Rapses bezeichnet worden. In mittlerer Höhe, häufiger im unteren Stücke des Stengels bis zur Wurzel, zeigt sich eine specifische Erkrankung als nächste Ursache des frühzeitigen Gelb- und Dürrwerdens der oberen Theile. Gewöhnlich ist dort im ganzen Umfange des Stengels an die Stelle der grünen Farbe eine bleiche, fast weisse, bisweilen auch röthliche getreten; die Rinde ist zusammengefallen, fast verzehrt, so dass die Epidermis fast lose dem Holzkörper aufliegt und mit Leichtigkeit sich abschälen lässt. Bricht man die kranken Stengel auf, so zeigen sich vorwiegend im unteren Theile im Marke schwarze knollenförmige Körper. Diese Sclerotien sind unter dem Namen *Sclerotium compactum*, DC. und *S. varium*, Pers. längst bekannt und in abgestorbenen, faulenden Stengeln verschiedener Kräuter, und auch der *Brassica*-Arten vielfach gefunden worden[1]; aber es war nicht bekannt, dass der Pilz in seiner ersten Entwicklungsperiode welche der Bildung der Sclerotien vorausgeht, als ein todbringender Schmarotzer in denjenigen Pflanzen lebt, in deren abgestorbenen Stengeln zuletzt jene Sclerotien gefunden werden. An den kranken Stellen ist die Rinde von einem üppigen Mycelium durchwuchert und fast völlig zerstört. Am Rande dieser Partien dringen die bis 0,02 Millim. dicken, häufig septirten, reich mit Protoplasma erfüllten Fäden zwischen den Längsreihen der Parenchymzellen vorwärts, treiben seitlich lange, in gleicher Richtung wachsende Aeste, die anfänglich oft mehrmals dünner (bis 0,003 Millim.) sind, aber bald ebenso dick wie der Hauptfaden werden. Anfangs auf die Rinde beschränkt, gelangen die Fäden bald auch ins Mark, wo sie sich bedeutend vermehren und ein Zusammenschrumpfen, Zerbröckeln und Schwinden des Markgewebes zur Folge haben, so dass der Stengel an diesen Punkten theilweise hohl wird. Die Höhlung enthält eine Masse weissen, lockeren, faserigen oder flockigen Myceliums. In diesem beginnt dann sogleich die Bildung der Sclerotien, deren Vorgang hier nicht näher geschildert werden kann und ganz mit den darüber von de Bary[2]) gemachten Angaben übereinstimmt. Aus der weissen, filzigen, zuletzt unkenntlich werdenden Myceliumhülle und den anhängenden Markresten löst sich das reife Sclerotium leicht heraus; es liegt dann lose in dem hohlen Stengel, der dann manchmal deren 50 und mehr, und in allen Grössen zwischen 2 bis 10 Millm.

---

[1]) Vergl. Cormans in Bull. de l'acad. roy. des sc. de Belgique. 2. sér. T. IX. (1860) pag. 62 ff.

[2]) Morphologie u. Physiologie der Pilze etc., pag. 35.

Durchmesser enthält. Auch in der Rinde bilden sich bisweilen Sclerotien, welche Anfangs von der Epidermis bedeckt und, da sie vom Holzkörper begrenzt werden, von mehr abgeplatteter und selbst ganz dünner und langgestreckter Form sind; ähnliche finden sich auch auf der Innenseite des Holzcylinders. Man hat für derartige Formen besondere Sclerotium-Species aufgestellt, sie hängen aber offenbar nur von dem Ort, der Form und der Grösse des Pflanzentheiles ab, wo sie sich bilden. Aus den erkrankten Theilen treibt der Pilz bisweilen zahlreiche conidientragende Fruchthyphen, die in der Form mit der vielfach auf abgestorbenen Pflanzentheilen auftretenden *Botrytis cinerea*, PERS. übereinstimmen. Aus den unter der Epidermis wachsenden Fäden werden durch die Spaltöffnungen oder zwischen den Epidermiszellen kurze, papillenförmige Zweige hervorgetrieben, die zu den meist büschelförmig stehenden, ¼—2 Millim. hohen Conidienträgern sich entwickeln. Dieselben zeigen mannigfaltige Formen, die früher zum Theil als besondere Species beschrieben worden sind. Der Parasit vegetirt, nachdem die Rapsstengel von ihm getödtet sind, auf denselben als echter Saprophyt kräftig weiter. Aus Stengeln, die in einen feuchten Raum gelegt werden, bricht das Mycelium hervor und hüllt dieselben in eine dicke, weisse Watte; auch im Boden wuchert es um die abgestorbenen Wurzeln weiter, und auch in diesem Mycelium entstehen leicht wieder Sclerotien. Ebenso kann man durch Aussaat der Conidien auf Pflaumendecoct u. dergl. den Pilz zu einer rein saprophyten, sehr kräftigen Entwicklung bringen, wobei wieder reichlich *Botrytis* gebildet wird.

Gesunde Rapspflanzen werden leicht durch den Pilz inficirt und erkranken dann unter denselben Symptomen. Die Infection, die ich mit Rapskeimpflanzen vornahm, gelang sowol wenn die Erde mit Stücken mycelhaltiger Rapsstengel gemengt wurde, als auch nach Aussaat von Conidien auf die Stengelchen der Rapspflanzen. Das Eindringen der Keimschläuche erfolgt durch Einbohren an der Grenze zwischen je zwei Epidermiszellen. Das hypocotyle Stengelglied wurde welk, schrumpfte zusammen, die Pflänzchen fielen um und starben; sie enthielten wieder das gleiche Mycelium in üppiger Entwicklung. Es ist hiernach ausser Zweifel, dass der einmal auf einem Rapsfelde vorhandene Pilz durch die Conidien und mit ihm die Krankheit daselbst weiter verbreitet wird.

Die Sclerotien sind dagegen die eigentlichen Ueberwinterungsorgane des Pilzes. Solche, die ich im August in Erde ausgesäet hatte, keimten Anfang März, sie trieben je einen oder mehrere, bis 1 Centim. hohe, gestielte, bräunlichgraue, wachsartig-fleischige, kahle Becher, mit anfangs concaver, später flacher, endlich schwach convexer, hellgrauer Scheibe, welche die für *Peziza* charakteristischen achtsporigen Asci enthielt. Dieselben Früchte erhielt auch CORMANS (l. c.) aus seinen Sclerotien. Mit den Ascosporen hat Herr HAMBURG im Laboratorium des hiesigen botanischen Instituts erfolgreiche Infectionsversuche auf Rapskeimpflanzen angestellt. Die Keimschläuche dringen in Menge, theils durch die Spaltöffnungen, theils zwischen je zwei benachbarten Epidermiszellen in die Pflanze ein und bringen an derselben die gleichen Krankheitserscheinungen hervor, bilden stellenweis die *Botrytis*-Conidienträger, sowie auch Sclerotien.

Um die Krankheit zu bekämpfen muss man hiernach die Sclerotien, sowie alles kranke Rapsstroh durch Verbrennen vernichten. Das etwa auf dem Acker zurückgebliebene muss durch tiefes Unterpflügen unschädlich gemacht werden.

Der Pilz vermag wahrscheinlich auf verschiedenen Nährpflanzen zu gedeihen. Dies ist erstens deshalb zu vermuthen, weil CORMANS (l. c.) dieselbe *Peziza*-Form aus ebensolchen Sclerotien erhalten hat, die auf abgestorbenen Steckrüben, Möhren, Runkelrüben und Cichorien gefunden worden waren, auch BREFELD[1]) auf Topinambur Sclerotien beobachtete, welche solche Pezizen lieferte. Zweitens gelang es mir, den Rapspilz und die Krankheit auch auf *Sinapis arvensis* zu übertragen, dasselbe ist Herrn HAMBURG mit Kleekeimpflanzen gelungen. Es kann daher vermuthet werden, dass mit dieser Krankheit vielleicht identisch ist

2. Die Sclerotienkrankheit des Klees oder der Kleekrebs. Nach den von KÜHN[2]) und REHM[3]) über diese verhältnissmässig seltene Krankheit gemachten Mittheilungen zerstört dieselbe unter ganz gleichen Symptomen wie bei der Rapskrankheit die oberirdischen Theile der

[1]) Bot. Zeitg. 1876, pag. 265.
[2]) Hedwigia 1870, No. 4.
[3]) Entwicklungsgeschichte eines die Kleearten zerstörenden Pilzes. Göttingen 1872.

angebauten Kleearten und wird durch ein Mycelium verursacht, welches in allen Beziehungen mit dem des Rapsparasiten fast vollständig übereinstimmt. Die Sclerotien werden, was bei der Dünne der Theile des Klees leicht erklärlich ist, vorwiegend an der Oberfläche der erkrankten Organe, übrigens in derselben Art und in denselben Formen wie beim Raps gebildet. Sie bleiben ebenfalls nach dem Absterben des Klees zurück und keimen im nächsten Frühjahr und Sommer, indem sie Becher bilden, für welche REHM die Bezeichnung *Peziza ciborioides*, FR., gewählt hat, die aber von denen des Rapspilzes nicht wesentlich verschieden zu sein scheinen. REHM gelang es auch, Kleekeimpflanzen mit den Ascosporen dieser Peziza zu inficiren.

3. Eine Sclerotienkrankheit des Hanfes ist von TICHOMIROFF[1]) im russischen Gouvernement Smolensk beobachtet worden. Das Mycelium durchwuchert die Gewebe des Stengels und verdirbt die Bastfasern. In der Markhöhle entstehen bis 2 Centim. grosse, schwarze Sclerotien. Aus diesen wurde im November, häufiger im folgenden April die Ascosporenfrucht, *Peziza Kauffmanniana*, TICH., erhalten.

4. Die Sclerotienkrankheit und das Verschimmeln der Speisezwiebeln. Seit den letzten Jahren tritt auf *Allium Cepa* häufig eine gewöhnlich vom Zwiebelhalse beginnende, meist faulige Verderbniss der Zwiebeln auf, deren Ursache ein Mycelium ist, welches im Parenchym der Zwiebelschuppen und zwischen denselben vegetirt und von dem des Rapspilzes kaum zu unterscheiden ist. In den verdorbenen Theilen bilden sich stecknadel- bis gerstenkorngrosse Sclerotien. Auf der Epidermis der ergriffenen Zwiebelschuppen, besonders in den Zwischenräumen zwischen denselben, desgleichen auch auf Schnittflächen entstehen Conidienträger, von der *Botrytis cinerea* des Rapspilzes kaum unterscheidbar. Die Weiterentwicklung der Sclerotien ist unbekannt. SORAUER[2]) hat mit den Conidien gesunde Zwiebeln inficirt. Die Keimschläuche breiten sich auf der Oberfläche der Zwiebel aus; ihre Aeste dringen in das Gewebe ein. Die gleiche Infection und Erzeugung der Krankheit gelang mir an den grünen Blättern der Zwiebeln.

5. Der weisse und der schwarze Rotz der Hyacinthen. Nach den von MEYEN[3]) zusammengestellten Angaben über diese seit dem letzten Drittel des vorigen Jahrhunderts um Harlem aufgetretenen, dann weiter verbreiteten Krankheit ist dieselbe, was die Beschaffenheit und das Auftreten des Myceliums, die Symptome und den Verlauf der Krankheit anlangt, mit der vorigen so übereinstimmend, dass die ganz nahe Verwandtschaft, wenn nicht Identität derselben mit jener kaum zu bezweifeln ist. Der schwarze Rotz scheint nichts anderes zu sein als der weisse, nur ausgezeichnet durch die Anwesenheit schwarzer Sclerotien. Den Gärtnern ist die ansteckende Eigenschaft der Krankheit, besonders an den im Boden stehenden Zwiebeln bekannt.[4])

6. Bei einer Stengelfäule der Balsaminen, wobei die unteren Theile des Stengels schlaff und weich werden, die Pflanzen umfallen und absterben, fand ich die kranken Theile von einem, einer *Botrytis* sehr ähnlichen, üppigen Mycelium durchzogen, an welchem zahlreiche nicht über $\frac{1}{10}$ Millim. Durchmesser grosse Sclerotien sich bildeten.

7. Eine Fäulniss der Früchte wird durch das Mycelium gewisser Schimmelpilze, theils des *Mucor stolonifer*, theils der *Botrytis cinerea* verursacht, wenn dasselbe in Wundstellen des Fruchtfleisches eindringen kann.[5])

8. Eine Sclerotienkrankheit der Grasblätter, welche ein Gelbwerden und Vertrocknen derselben verursacht und im Jahre 1879 um Leipzig stellenweis epidemisch auftrat, ist dadurch besonders auffallend, dass das Mycelium zwischen den ineinander steckenden jungen

---

[1]) Bullet. soc. naturalistes de Moscou 1868; nach HOFFMANN, mycol. Ber. 1870, pag. 42.

[2]) Oesterreichisches landwirthsch. Wochenbl. 1876, pag. 147.

[3]) Pflanzenpathologie, pag. 164—172.

[4]) Auf Hyacinthenzwiebeln kennt man noch zwei ähnliche Krankheiten: die Ringelkrankheit und die Hautkrankheit. Bei jener gehen Schuppen im Innern der Zwiebel in einem braunen ringförmigen Streifen im Querschnitt in Zersetzung über, bei dieser betrifft dies nur die oberflächlichen Schuppen, in beiden Fällen von oben beginnend, nach unten fortschreitend. Nach einer kürzlich von SORAUER (Untersuchungen über die Ringelkrankheit etc. Berlin und Leipzig 1878) gemachten Mittheilung soll das Mycelium von *Penicillium glaucum* diese Krankheit verursachen, wenn es durch Wundstellen der Zwiebel in die Schuppen eingedrungen ist.

[5]) Vergl. BREFELD, Bot. Zeitg. 1876, pag. 282.

Blättern des treibenden Halmes wuchert, so dass deren Spitzen sich nicht aufrollen, vertrocknen und die Blätter alle ineinander stecken bleiben, trotzdem dass der Halm sich streckt, und dass aus jeder Blattrolle ein weisser Myceliumstrang hervorragt, in welchem, oft kettenförmig gereiht, die Sclerotien (*Sclerotium rhizodes*, AWD.) eingehüllt sind. Ueber diese und andere Sclerotienkrankheiten, sowie über ungenügend bekannte Pflanzenkrankheiten, die vermuthungsweise hierhergehören, vergl. meine »Krankheiten der Pflanzen«.

III. Der Ritzenschorf, *Hysterium*.

Diese Gattung ist durch schwarze, elliptische bis linealische Fruchtkörper charakterisirt, die der Länge nach im Substrate eingewachsen sind und als strichförmige Polster hervorbrechen, anfangs von ihrer schwarzen, krustigen Wand geschlossen sind, dann mit einer Längsritze sich lippenförmig öffnen, wodurch die dem Boden des Fruchtkörpers aufliegende Scheibe entblösst wird. Die Sporenschläuche enthalten je 8 cylindrische, fadenförmige, farblose Sporen. Einige Arten dieser Gattung leben parasitisch in den Nadeln von Coniferen, an denen sie ein Gelb- oder Braunwerden und zeitiges Abfallen veranlassen. Die entfärbten Flecken entstehen im Frühling und Sommer; in ihnen lebt ein Mycelium, welches aber erst nach dem Absterben der Nadeln die beschriebenen Fruchtkörper zur Entwicklung bringt. Letztere werden daher vorzüglich an den abgefallenen, theilweis auch an noch am Zweige gebliebenen Nadeln im Herbst, Winter und Frühling gefunden. Hierher gehört der Weisstannen-Ritzenschorf, *Hysterium (Hypoderma nervisequum*, FR.), und der Fichten- und Kiefern-Ritzenschorf, *Hysterium (Lophodermium Pinastri*, SCHRAD.), letzterer auf den Nadeln der Fichten und der Kiefern, wo er dieselben Symptome wie die Schütte (pag. 430) erzeugt.[1])

IV. Der Runzelschorf, *Rhytisma*.

Die blätterbewohnenden Parasiten dieser Gattung sind durch ihr in der Blattmasse sich bildendes grosses, schwarzes, krustenförmiges Stroma ausgezeichnet, in welchem die zahlreichen Fruchtkörper gelegen sind, die den Bau derer von *Hysterium* haben, aber nicht geradlinig, sondern unregelmässig hin und her gebogen und geschlängelt sind, wodurch die Oberfläche des Stroma lirellenförmige Runzeln bekommt. An den Stellen, wo diese Krusten entstehen, vermehren sich die im Blattgewebe wachsenden Myceliumfäden in einem solchen Grade, dass alle Räume der Gewebe, also vorzüglich die Zellhöhlen, erfüllt werden mit lückenlos verflochtenen Fäden. Die Membranen der ursprünglichen Zellen, vorzüglich die derberen Elemente der Fibrovasalbündel und die Epidermiszellwände, sind trotzdem in diesem Fadengewirr noch zu erkennen. Eine ringsum gehende peripherische Lage dieses Stroma, die sich auch an den Rändern desselben quer durch das Blatt hindurchzieht, verdichtet sich zu einem kleinzelligen Pseudoparenchym mit geschwärzten Membranen und bildet eine dunkele, krustige Rinde rings um das farblose, reich mit Oeltropfen erfüllte innere Gewebe. Da, wo die stets an der Oberseite des Blattes befindlichen Fruchtkörper angelegt werden, wird die Rinde des Stroma in grösserer Mächtigkeit entwickelt, die Epidermiszellen werden dadurch ausgeweitet, die Cuticula weit abgehoben: eine centrale Partie einer solchen verdickten Rindenstelle bleibt farbloses kleinzelliges Pseudoparenchym; es ist die Anlage der subhymenialen Schicht, die nach aussen von der gemeinschaftlichen Rinde überzogen ist. Aus ihr erheben sich, den Raum noch mehr ausweitend die feinen Paraphysen, die Anlage der

[1]) Vergl. R. HARTIG, Wichtige Krankheiten der Waldbäume und PRANTL, Flora 1877. No. 12.

Scheibe bildend; zwischen ihnen entstehen erst zur Zeit der Reife die Sporenschläuche, und dieses tritt erst an dem abgefallenen Blatte im Winter oder Frühling ein. Ausser den Ascusfrüchten kommen auch Spermogonien vor. Nach einem Versuche CORNU's[1]) entsteht der Pilz von neuem, wenn Ascosporen auf junge Ahornblätter gebracht werden. Die durch diese Pilze verursachten Krankheiten sind durch das Auftreten grosser, schwarzer, krustiger Flecken auf den Blättern charakterisirt, um welche ein gelber oder brauner Hof sich befindet; im übrigen bleiben die Blätter grün und werden kaum vor dem herbstlichen Laubfall verloren. Aber da ein bedeutender Theil der Blattfläche der normalen, assimilirenden Thätigkeit entzogen, der Pilz ausserdem durch das Blatt ernährt wird, so ist damit nothwendig ein schädlicher Einfluss auf die Nährpflanze verbunden, der sich auch in kümmerlicher Entwicklung stark befallener Pflanzen oder Triebe erkennen lässt. *Rhytisma acerinum*, FR., findet sich häufig auf *Acer Pseudoplatanus*, *platanoides* und *campestre*, *Rhytisma salicinum*, FR., auf *Salix Caprea* und *aurita*, *Rhytisma Andromedae*, FR., auf *Andromeda polifolia*.

Kapitel 5.

Die durch Pyrenomyceten verursachten Krankheiten.

I. Die Mehlthaupilze.

Die Arten der Gattung *Erysiphe*, HEDW., sind epiphyte Parasiten grüner Pflanzentheile, auf denen sie ausgebreitete, weisse, schimmel- oder mehlartige Ueberzüge bilden, die allgemein unter dem Namen Mehlthau bekannt sind. Dieselben bestehen aus dem Mycelium und den auf diesem sich bildenden Conidienträgern. Die feinen, spinnwebeartigen, septirten und verzweigten Fäden des Myceliums wachsen in allen möglichen Richtungen auf der Oberfläche der Epidermis, dringen nicht in diese ein, treiben aber stellenweise an ihrer unteren Seite Auswüchse in Form von Haustorien ins Innere der Epidermiszellen. Die Conidienträger sind kurze Zweige der Myceliumfäden, welche sich aufrecht stellen und an ihrer Spitze eine farblose, ovale, einzellige Conidie oder deren mehrere reihenförmig übereinander abschnüren. Später, wenn die Bildung der Conidien nachlässt, sieht man zahlreiche, sehr kleine, schwarze Pünktchen auf dem Mehlthau auftreten; es sind die Perithecien, welche im reifen Zustande kugelige, schwarze, vollkommen geschlossene Kapseln darstellen, in denen ein oder mehrere Sporenschläuche mit je 2 bis 8 einzelligen Sporen enthalten sind. Auswendig sind die Perithecien mit eigenthümlich gestalteten Fäden besetzt, deren Form ebenso wie die Zahl der Asci des Peritheciums Merkmale zur Unterscheidung der Arten von *Erysiphe* darbieten.

Die Wirkung des Mehlthaues auf den von ihm befallenen Pflanzentheil scheint von den Punkten auszugehen, wo Haustorien in die Epidermis eingedrungen sind. Denn man sieht oft zuerst dort die Membran und den Inhalt der Epidermiszelle gebräunt. Späterhin treten an dem ganzen, vom Mehlthau befallenen Organe Krankheitssymptome auf, welche als die schliessliche Folge der fortdauernden Aussaugung durch den Pilz betrachtet werden müssen. Dieselben sind verschieden je nachdem der Pilz das Organ erst im völlig ausgebil-

---

[1]) Compt. rend. 22. Juli 1878.

deten Zustande oder noch während des Wachsthumes desselben befällt. Im ersteren Falle handelt es sich um die völlig erwachsenen grünen Blätter und Stengel. Die Blätter verlieren dann schneller oder langsamer ihr gesundes Grün, werden mehr gelb oder bräunlich, sterben endlich unter Zusammenschrumpfen und vertrocknen an der Pflanze oder fallen ab. Ueberzieht der Pilz jugendliche Theile, wachsende Stengel und Triebspitzen sammt den daran sitzenden unentwickelten Blättern, so tritt eine Stockung des Wachsthums und baldiges Verkümmern und Absterben ein. Da der Pilz meist weite Strecken der Pflanze überzieht, so können krautartige Pflanzen dadurch ganz unterdrückt werden; an Holzpflanzen beschränkt sich der Schaden auf einzelne Triebe, beziehentlich Früchte. In diesen beiden Fällen besteht also die Einwirkung in einer allmählichen Auszehrung der ergriffenen Theile. Selten ist die dritte Form der Einwirkung, die sich als Hypertrophie darstellt; so zeigen z. B. die Stengel von *Galeopsis*, wenn sie von *Erysiphe lamprocarpa* befallen sind, oft starke Verkrümmungen und Anschwellungen.

Ueber die Entwicklung der Mehlthaupilze wissen wir, dass die Conidien sofort nach ihrer Reife keimfähig sind, und dass durch sie die Verbreitung des Pilzes und der Krankheit während des Sommers bewirkt wird. Die in den Perithecien entstehenden Ascosporen scheinen dagegen zur Ueberwinterung des Pilzes bestimmt zu sein. Bei *Erysiphe graminis* bilden sich sogar erst in den überwinterten Perithecien die Sporen aus. Und mit demselben Pilz ist es WOLFF[1]) gelungen, aus den Ascosporen im Frühjahre ein neues conidienbildendes Mehlthau-Mycelium zu erziehen. Dauernde grössere Feuchtigkeit, mag sie durch die Gegend, durch die Lage oder durch die Witterung bedingt sein, befördert den Mehlthau in hohem Grade, was bei der epiphyten Natur dieser Pilze auch um so mehr zu erwarten ist. Aus dieser epiphyten Lebensweise erklärt sich auch, warum das Schwefeln, d. h. das Aufstreuen von Schwefelblumen auf die Pflanzen, welches gegen endophyte Parasiten wirkungslos ist, nicht bloss vorhandenen Mehlthau unterdrückt, sondern auch gegen die Ansiedelung desselben schützt.

Man kennt gegenwärtig in Europa einige 30 Arten Erysipheen, deren Aufzählung der Mykologie überlassen bleiben mag. Von pathologischem Interesse ist allerdings diese Speciesunterscheidung insofern, als jede Art ihre eigenen Nährpflanzen hat, also irgend ein Mehlthau nicht auf jede beliebige Pflanze übergehen kann, sondern Uebertragung nur innerhalb der Verbreitungssphäre einer jeden Erysiphee möglich ist. In dieser Beziehung verhalten sich die einzelnen Arten sehr ungleich, indem manche einen ziemlich weiten Kreis von Nährpflanzen haben, andere auf eine einzige Nährspecies beschränkt sind. Zu den ersteren gehört z. B. *Sphaerotheca Castagnei*, LÉV., welche nicht nur den Mehlthau auf Hopfen bildet, sondern auch auf Plantagineen, Scrophularineen, Compositen, Cucurbitaceen, Balsamineen, Onagraceen, Rosaceen vorkommt, sowie *Erysiphe Martii*, LÉV., welche den Mehlthau auf Klee, Wicken und anderen Papilionaceen erzeugt, aber auch Umbelliferen, Spiräaceen, Hypericineen, Cruciferen, Rubiaceen, Convolvulaceen bewohnt. Nur wenige Nährpflanzen hat z. B. der unter dem Namen Rosenweiss oder Rosenschimmel bekannte Mehlthau *Sphaerotheca pannosa*, LÉV., welcher ausser Rosen auch Pfirsichbäume befällt. Nur auf einer einzigen Nährspecies sind bis jetzt beobachtet worden z. B. *Calocladia Berberidis*, LÉV., auf Berberize, *C. Grossulariae*, LÉV., auf Stachelbeeren, u. a. Zu diesen gehört auch der bis jetzt nur in der Conidienform bekannte Traubenpilz, *Oidium Tuckeri*, BERK., welcher die Ursache der Traubenkrankheit ist. Dieselbe ist ein Mehlthau mit einsporigen Conidienträgern auf den Blättern und jungen Früchten des Weinstockes, die dadurch ein Braunwerden und Absterben der Epidermis erleiden, welches ein Bersten und Verderben der jungen Beere zur Folge hat. Der Traubenpilz ist in den weinbauenden Ländern Europas verbreitet; ob er auch in Nord-Amerika sich findet, ist nicht sicher erwiesen; dort kommt vielmehr auf den daselbst einheimischen Rebenarten ein anderer, mit Perithecien ausgestatteter Mehlthau, *Uncinula spiralis*, BERK. et BR., vor, ohne besonders erheblichen Schaden anzurichten.

---

[1]) Bot. Zeitg. 1874, pag. 183.

II. Die russthauartigen Pilze.

Unter Russthau versteht man eine Krankheit der Holzpflanzen und Kräuter, bei welcher die Oberfläche der lebenden Blätter und wol auch der Zweige mit einem schwarzen, kienrussartigen Ueberzug bedeckt ist, der sich leicht als eine krümlige Masse oder dünnhäutige Kruste ablösen lässt. Derselbe besteht aus einem Pilz, welcher streng epiphyt wächst, auch nicht mit Haustorien in die Epidermis eindringt. Sowol die Fäden des Myceliums als auch die mannigfaltigen Fortpflanzungsorgane, die auf demselben sich bilden, haben braungefärbte Membranen, weshalb der ganze Pilz eine dunkle Farbe besitzt. Von diesen Pilzen ist am genauesten bekannt diejenige Form, für welche TULASNE[1]) die Gattung *Fumago* aufgestellt, und deren zahlreiche Fruchtformen Derselbe genauer beschrieben und als Glieder im Entwicklungsgange des Pilzes nachgewiesen hat. Zu ihr gehört jedenfalls die Mehrzahl der russthauartigen Pilze. Anfangs besteht das Mycelium aus farblosen, durch Querscheidewände ziemlich kurz gegliederten und reichlich verzweigten Fäden, die so dicht wachsen, dass sie sich berühren und oft zu einer lückenlosen, parenchymatösen Schicht an einander geschlossen sind. Durch gallertartiges Aufquellen der äusseren Membranschichten verkleben sie mit einander und haften an der Epidermis. Als Sprossungen aus den Zellen dieser farblosen Unterschicht treten dann die braunwandigen Elemente des Myceliums auf: theils gleichförmig langgestreckte, septirte Fäden, welche einzeln oder in bandartige Stränge vereinigt wachsen, theils verschiedenartige Gemmenbildungen, welche (gleich den Gliedern der braunwandigen Mycelfäden) keimfähig sind, d. h. unter günstigen Bedingungen in einen farblosen Keimschlauch auswachsen können, und zwar die als *Torula* bezeichneten kettenförmig zusammenhängenden, kugeligen Gliederzellen, und unregelmässige Zellenkörper von sehr wechselnder Grösse *(Coniothecium)*. Ferner können auf diesem Mycelium verschiedene Arten eigentlicher Fruchtorgane sich entwickeln, die sowol aus den braunen Mycelfäden, als auch aus den *Coniothecium*-Körpern unmittelbar entspringen, und zwar diejenige Form von Conidienträgern, welche als *Cladosporium Fumago*, LINK, bekannt ist, ferner eigenthümliche mit bauchiger Hülle versehene Conidienfrüchte, die wegen der Keimfähigkeit ihrer Sporen ihre frühere Bezeichnung Spermogonien nicht verdienen; ferner flaschenförmige, mit einer halsförmigen Mündung versehene Pykniden, endlich die ähnlich flaschenförmigen, mehr oder weniger gestielten, aufrechten Perithecien mit braunen, durch Quer- und Längsscheidewände septirten Sporen, die zu je 8 in den Ascis enthalten sind. Auch aus den Sporen aller dieser Früchte kann wieder Russthau hervorgehen.

An den Laubhölzern befällt der Russthau gewöhnlich die Oberseite der Blätter, erst später kann er auch auf die untere Seite übergreifen. Da er am leichtesten an denjenigen Stellen sich ansiedelt, welche mit dem von den Blattläusen abgesonderten Zuckersecret bespritzt sind, so hat man ihn mit diesen Thieren in Beziehung gebracht. MEYEN[2]) ist geradezu der Ansicht, dass der Russthau nur eine Folge des durch die Blattläuse verursachten Honigthaues sei, und ZOPF[3]) hat neuerdings dasselbe noch bestimmter behauptet. Diese Meinung ist schon

[1]) Selecta Fungorum Carpologia. II., pag. 281.

[2]) Pflanzenpathologie, pag. 188.

[3]) Die Conidienfrüchte von Fumago. Halle 1878.

deshalb nicht zutreffend, weil nicht jeder Honigthau von Blattläusen herrührt; und eine genauere Beobachtung des Vorkommens des Russthaues auf verschiedenen Pflanzen schränkt die Gültigkeit jener Ansicht noch weiter ein. Die *Torula pinophila* auf der Tanne bedeckt die ein- und mehrjährigen Zweige ringsum, meist ohne auf die Nadeln überzugreifen. Von dort aus wuchert sie unmittelbar auf die jungen Zweiglein, die jedes Jahr getrieben werden, begünstigt durch den Haarfilz, welcher dieselben bekleidet. Hier bewohnt der Pilz die Pflanze ständig, und wächst alljährlich mit ihr fort, ohne dass Honigthau betheiligt zu sein braucht. Dieselbe Lebensweise führt der Pilz aber auch auf den Laubhölzern. Auch diese bewohnt er ständig; schon an den diesjährigen Zweiglein findet man, wenn ihre Blätter Russthau haben, die Oberfläche oft mehr oder minder reichlich mit dem Pilze bedeckt, und er lässt sich bis auf ältere Zweige verfolgen; ja er überzieht auch solche, die keinen Russthau auf den Blättern haben, und ist eigentlich ein überall verbreiteter Pilz, der auf den dunklen Aesten und Baumstämmen nur wenig sich bemerkbar macht. Auf der rauheren, todten Borke alter Aeste und der Baumstämme ist in geschützten, schattigen, feuchten Lagen oft fast keine Stelle zu finden, wo der Pilz nicht wäre; und gerade an solchen Orten zeigt sich auch der Russthau häufig auf den Blättern. Von den Baumzweigen können die Gemmen, sowie die Sporen leicht auf das neue Laub gelangen, wobei die Niederschläge eine bedeutende Rolle spielen werden. Das fast ausschliessliche Auftreten des Russthaues auf der Oberseite der Blätter erklärt sich daraus hinreichend. Auch entsteht er gewöhnlich zuerst an denjenigen Stellen, die am leichtesten benetzt werden, nämlich in den Vertiefungen, welche die Blattrippen an der Oberseite bilden, sowie an der Spitze des Blattes und der Blattzähne. Die durch Honigthau klebrigen Stellen der Blattoberflächen begünstigen allerdings die Ansiedelung des Pilzes in hohem Grade. Dass der Russthau meistens von oben herabkommt, von den über den Blättern befindlichen Zweigen und Aesten, verräth sich auch darin, dass in demselben nicht selten auch grüne *Pleurococcus*-Zellen und Flechtengonidien zu finden sind, welche an den Stämmen und Aesten der Bäume mit *Torula* und *Coniothecium* gemeinschaftlich wachsen. Auch ist bemerkenswerth, dass Russthau fast immer nur unter Bäumen auftritt. Ebenso ist der Uebergang des Pilzes von den Blättern der Gehölze auf allerlei unter ihnen befindliche niedrige Pflanzen evident. In den Glashäusern lebt der Pilz auf den immergrünen Blättern und von da aus wird seine Verbreitung durch den Honigthau der Blatt- und Schildläuse und vorzugsweise durch das Besprengen der Pflanzen bewirkt.

Einen augenfällig schädlichen Einfluss auf die Gesundheit der Pflanze bringt der Russthau nicht hervor. Blätter können ganz damit bedeckt sein, und behalten lange ihre frische, gesunde Beschaffenheit, sie sehen rein grün aus, wenn man den Ueberzug entfernt. Schon MEYEN[1]) hat die Meinung ausgesprochen, dass dieser Pilz kein eigentlicher Schmarotzer sei, sondern sich aus den Zuckersäften des Honigthaues ernähre. Später hat FLEISCHMANN[2]) dasselbe bezüglich des Hopfenrussthaues behauptet, und neuerdings hat ZOPF (l. c.) durch die Cultur des Pilzes auf Fruchtsäften die Fähigkeit desselben, auch bei nicht parasitischer Ernährung sich zu entwickeln, erwiesen. Das Vorkommen desselben auf abgestorbenen Theilen des Periderms und der Borke steht damit im Einklange.

---

[1]) l. c. pag. 187.

[2]) Landwirthsch. Versuchsstationen 1867, No. 5.

Auch wo kein Honigthau im Spiele ist, könnte die auf den Blättern sich ansammelnde Menge von Staub, Excrementen und anderer Abfälle allerlei Thiere dem Pilze ähnliche Nahrungsstoffe bieten. Allein das schliesst eine parasitische Lebensweise nicht aus, da es Parasiten giebt, die einer saprophytischen Ernährung fähig sind. Bewiesen ist in dieser Frage nichts. Aber darüber herrscht kein Zweifel, dass die kaum durchsichtige Russthaudecke dem Blatte das Licht entzieht und es dadurch in seiner Assimilation schwächen muss.

Hinsichtlich der specifischen Unterscheidung der russthauartigen Pilze sind wir noch ganz im Unklaren, woran namentlich der reiche Polymorphismus derselben und der Umstand, dass die einzelnen Entwicklungsformen fast nie beisammen gefunden werden, Schuld sind. Dazu kommt noch die Leichtigkeit, mit der ein und derselbe Russthaupilz auf specifisch andere Pflanzen übergeht. In der Mykologie ist eine ganze Reihe hierher gehöriger Pilzformen bekannt und benannt; oft hat man nur nach den Nährpflanzen, auf denen sie gefunden sind, unterschieden. Zwei unzweifelhaft verschiedene Pilzformen und somit zwei entschieden differente Krankheiten dürfen nur da anerkannt werden, wo von beiden Pilzen bestimmt verschiedene Sporenformen, besonders Perithecienfrüchte bekannt sind. Prüfungen, in wieweit ein Russthau auf andere Nährpflanzen übergehen kann, sind bis jetzt nicht angestellt worden, und wir wissen darüber bis jetzt nichts weiter, als was die unmittelbare Beobachtung des Russthaues im Freien lehrt.

Der von TULASNE (l. c.) genauer untersuchte und *Fumago salicina*, TUL., genannte Pilz, auf welchen sich hauptsächlich die obige Beschreibung bezieht, bildet den Russthau der Weiden. Aber auch der auf den meisten unserer übrigen Laubhölzer ist mit diesem identisch, desgleichen der Russthau des Hopfens oder sogenannte schwarze Brand des Hopfens. Dass der Russthau der Tanne (*Torula pinophila*, CHEV., *Antennaria pinophila*, NEES) davon specifisch verschieden ist, ist keineswegs erwiesen. Auch auf ausländischen Gehölzen, wie Orangenbäumen, Oliven, Kaffeebäumen etc., kennt man ganz ähnliche Pilze. Mehr abweichend und daher wol unzweifelhaft specifisch verschieden sind der Russthau der Eriken (*Stemphylium ericoctonum*, A. BR. et DE BY.[1]), sowie einige andere Formen. Ueber alle diese ist Ausführlicheres in meinen »Krankheiten der Pflanzen« zu finden.

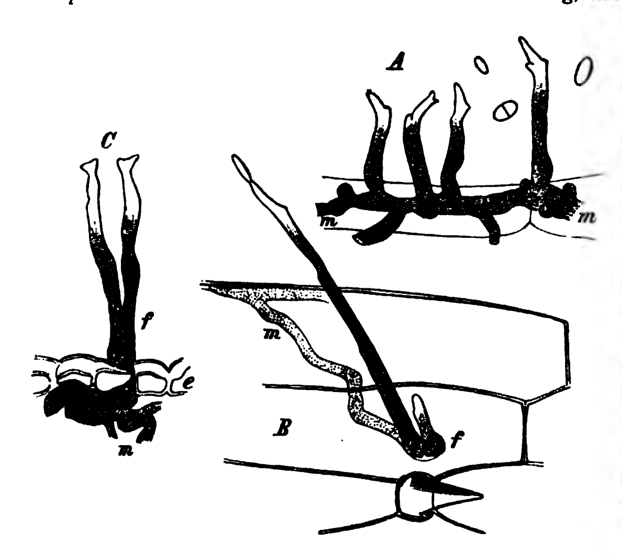
III. Die *Pleospora*-artigen Pilze.

Die Gattung *Pleospora* ist mit *Fumago* wegen der Aehnlichkeit der Perithecien und wegen der ähnlichen Polymorphie der Fruchtbildung am nächsten verwandt. Auch die schwarze Färbung, die diese Pilze auf den Pflanzen hervorbringen, haben sie mit jenen gemein. Aber ihr Mycelium dringt ins Innere der Pflanzentheile ein, wenngleich es oft vorwiegend in der Nähe der Oberfläche sich entwickelt; es bildet daher auch keinen ablösbaren Ueberzug, sondern die Schwärzung inhärirt der Pflanzensubstanz, und der Pilz bricht oft deutlich aus dem Innern durch die Epidermis hervor. Auch bei diesen Pilzen haben wir es gewöhnlich mit der conidienbildenden Form zu thun, von manchen ist nur diese bis jetzt bekannt. Sie stellt Conidienträger dar, die in der Mykologie als *Cladosporium* und als *Sporidesmium* bezeichnet werden. Während diese gewöhnlich auf dünneren Theilen, wie Blättern u. dergl. erscheinen, treten die Spermogonien (Formen von *Phoma*) und die meist rundlichen, ziemlich dickwandigen, durch ihre vielfach längs- und querseptirten, daher mauerförmigen, gelbbraunen Ascosporen ausgezeichneten Perithecien nur an dickeren Theilen, wie Stengeln u. dergl., meist zur Herbst- oder Winterszeit auf.

1. *Cladosporium herbarum*, LINK. Dieser gemeine Pilz erscheint mit seinen allbekannten,

[1]) Vergl. A. BRAUN, Verhandl. d. Ver. zur Beförd. d. Gartenb. i. d. Kgl. preuss. Staaten 1853, pag. 178.

zarten, graubraunen bis grünlichschwarzen Flecken auf kürzlich abgestorbenen Theilen kraut- und grasartiger Pflanzen, vorzüglich auf dem frischen Stroh allerhand Feld- und Gartenfrüchte; aber er kann auf noch lebende Pflanzentheile übergehen und diesen schädlich werden. Der auch auf diesen Pilz übertragene Name Russthau dürfte wegen der abweichenden Merkmale besser durch die Bezeichnung Schwärze, die wol SORAUER[1]) zuerst für ihn gebraucht hat, ersetzt werden. Der Pilz ist bisher als Parasit nicht anerkannt worden; so hat ihn KÜHN[2]) bei der Schwärze des Roggens für einen Saprophyten erklärt, der sich nur auf abgestorbenen Geweben ansiedelt. Für die meisten Fälle ist dieses letztere Verhältniss in der That zutreffend, und wenn Halmfrüchte oder krautartige Theile von der Schwärze befallen werden, so sind diese in der Regel bereits todt; nach dem Verscheinen der Saaten durch Sommerdürre, nach Frostbeschädigungen, nach den Zerstörungen durch Rost, nach dem Vertrocknen der Aehren bei unterbliebener Befruchtung, nach Insektenschäden folgt gern Schwärze. Ein von mir beobachteter Fall setzt es ausser Zweifel, dass *Cladosporium* auch parasitisch auftreten und schädlich werden kann. Auf Roggenfeldern zeigte sich schon bald nach der Blüthe, Mitte Juni, ein Gelbwerden aller Blätter. Die Verfärbung begann meist auf der Oberseite am Grunde der Blattfläche. Daselbst befanden sich äusserlich ausser Pollenkörnern überall auch Sporen und Myceliumtheile von *Cladosporium*. Der Pilz kam hier zu weiterer Entwicklung, indem seine braunen Fäden sich über die Epidermis hinzogen, stellenweise neue Conidienträger bildeten (Fig. 23 A), und auch in die Epidermis eindrangen. Dort wuchsen seine Fäden unterhalb der Epidermis hin und drangen an manchen Stellen wieder an die Oberfläche, bald durch eine Spaltöffnung, bald mitten durch eine Epidermiszelle, bald an der Grenze zwischen zwei solchen, oft um auswendig sofort unter Bräunung ihrer Membranen sich vertical als Conidienträger aufzurichten (Fig. 23 B). Ausserhalb der kranken Stellen war die Epidermis rein. Auf den schon länger erkrankten Theilen wurden durch die zunehmende Entwicklung der Conidienträger endlich die charakteristischen schwarzbraunen Flecken der Schwärze hervorgebracht; und diese Stellen dürften wieder Ausgangspunkte für die weitere Verbreitung des Pilzes gewesen sein. Wenn auf Getreideblättern die Schwärze stark entwickelt ist, so brechen meist Büschel von Conidienträgern und auch einzelne solche durch die Epidermis hervor, und unter der letzteren bildet dann das Mycelium oft streckenweise dichte Lager aus verflochtenen Hyphen, welche sich ebenfalls bräunen und oft das Zellgewebe daselbst



(B. 111.) Fig. 23.

Cladosporium herbarum, LINK. A und B auf noch lebenden Roggenblättern. A ein oberflächlich auf der Epidermis hinwachsender Mycelfaden mm, von welchem mehrere aufrechte Conidienträger sich abzweigen, nebst einigen abgefallenen Sporen. B Unterhalb der Epidermiszellen wachsender, farbloser Mycelfaden m, welcher bei f eine Epidermiszelle querdurchbohrend nach aussen tritt, um sogleich mehrere Conidienträger zu bilden. C Querdurchschnitt durch ein Stück eines von der Schwärze stark befallenen und abgestorbenen Haferblattes. e Epidermis, m die unter derselben entwickelte gebräunte, dichtere Myceliumschicht, von welcher man einen Faden die Epidermis durchbohrend nach aussen wachsen und die Beschaffenheit von Conidienträgern f annehmen sieht. 300fach vergrössert.

[1]) Handbuch der Pflanzenkrankheiten, pag. 344.

[2]) FÜHLING's landwirthsch. Zeitung 1876, pag. 734.

verdrängen. — Nach SORAUER[1]) soll *Cladosporium herbarum* auch auf den reifenden Hülsen der Erbsen, sowie an Mohnköpfen schädlich werden können; auch hat Derselbe[2]) beim Russthau der Hyacinthenzwiebeln, der aus *Cladosporium* besteht und an den älteren faulenden Zwiebeln Perithecien von *Pleospora* bildet, das Eindringen der Keimschläuche in lebendige Zwiebelschalen beobachtet.

2. Das Befallen des Rapses und Rübsens durch den Rapsverderber, *Sporidesmium exitosum*, KÜHN (*Polydesmus exitosus*, MONT.). Bei dieser durch KÜHN[3]) genauer bekannt gewordenen Krankheit zeigen sich gewöhnlich im Juni auf allen grünen Theilen, besonders auf den jungen Schoten, kleine, schwarzgraue oder braunschwarze Flecken, die aus dem Pilze bestehen. Das umliegende Gewebe wird allmählich missfarbig und trocknet ein. An den Schoten hat dies zur Folge, dass sie einschrumpfen, dürr werden und leicht von selbst aufspringen, und dass, ausgenommen bei sehr spätem Befallen, auch die Samen verderben. Auf den Blättern bildet sich um die braunen Pilzflecken ein gelber oder röthlicher Hof. Die Myceliumfäden des Parasiten sind zwischen den Zellen der kranken Theile verbreitet und entwickeln sich unter der Epidermis stärker zu einem mehrschichtigen Lager; von diesem aus dringen einzelne Fäden durch die Epidermis hervor und werden zu den Conidienträgern, d. s. ziemlich kurze, braune, septirte, aufrechte Fäden, die an ihrer Spitze zunächst eine Spore abschnüren. Letztere ist im reifen Zustande spindel- oder verkehrt keulenförmig, braun und durch mehrere Querscheidewände septirt; ihre Spitze wächst oft noch auf dem Conidienträger fadenförmig weiter, um eine zweite solche Spore zu erzeugen. Indem sich das wiederholt, stehen oft mehrere dergleichen kettenförmig übereinander. KÜHN hat durch Infection mittelst der Conidien die Krankheit auf gesunde Pflanzen übertragen können. Dass der Pilz noch andere Fruchtorgane besitzt, ist nicht zu bezweifeln; KÜHN hat die Spermogonien desselben auf den Blättern angetroffen. FUCKEL[4]) stellt zwar den Pilz zu *Pleospora napi*, FUCKEL, deren Perithecien er auf dürren Rapsstoppeln im Frühlinge gefunden hat; irgend eine Begründung für die Zusammengehörigkeit hat er aber nicht beigebracht. — Auch auf den Möhren kommt derselbe Pilz, oder wenigstens eine kaum von ihm verschiedene Form vor.

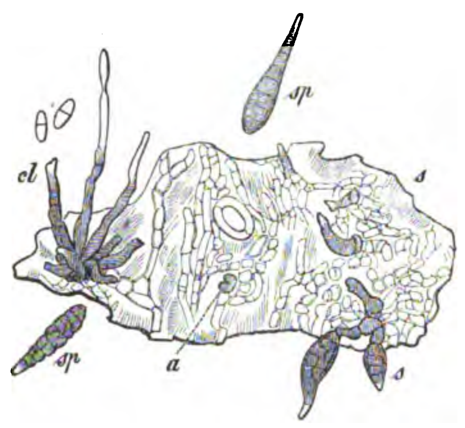


Fig. 24. (B. 112.)

Der Pilz der Herzfäule der Runkelrüben. Ein Stück abgeschnittene Oberfläche eines Runkelrübenblattes mit dem unter der Epidermis vielfach sichtbaren Mycelium, welches nach aussen Conidienträger hervortreibt. Diese sind zuerst *Sporidesmium putrefaciens*, FUCKEL, (bei s). Links bei cl ein älteres Räschen von Conidienträgern, welches eine *Cladosporium*-Form darstellt; die kurzen Träger des *Sporidesmium*, die ihre Sporen bereits abgeschnürt haben, sind am Grunde noch erkennbar. sp abgefallene, reife *Sporidesmium*-Sporen. a erster Anfang eines Räschens von *Sporidesmium*, soeben aus der Epidermis hervorwachsend. 200fach vergrössert.

3. Die Kräuselkrankheit der Kartoffeln. Wenn das Kartoffelkräutig sein gesundes intensives Grün verliert, die Blattstiele und Blättchen meist nach unten gekrümmt, die Blättchen gefaltet oder hin und hergebogen sind und an Stengeln, Blattstielen und Blättern braune Flecken auftreten, endlich Vertrocknen der Blätter, Stockung des Wachsthums und kein oder sehr mangelhafter Knollenansatz zu bemerken ist, so liegt die eben genannte, schon seit dem

[1]) l. c. pag. 348.

[2]) Untersuchungen über die Ringelkrankheit und den Russthau der Hyacinthen. Berlin u. Leipzig 1878.

[3]) Krankheiten der Culturgewächse, pag. 165.

[4]) Symbolae mycologicae, pag. 136.

vorigen Jahrhundert bekannte Krankheit vor. In den gebräunten Flecken fand SCHENK[1]) verzweigte und septirte Myceliumfäden, welche die Gefässe und die die Gefässbündel umgebenden Parenchymzellen durchwachsen und nahe der Oberfläche aus kürzeren braunen Zellen bestehen; aus den letzteren sprossen durch die nach aussen gekehrte Wand der Epidermiszellen die Conidienträger in Form kleiner, dunkler, borstenähnlicher Räschen. Sie stellen eine der vorigen äusserst ähnliche *Sporidesmium*-Form dar. Ausser dieser Krankheitsform findet sich nach SCHENK noch eine zweite, bei welcher zu den genannten Symptomen noch eine gewisse glasig spröde Beschaffenheit des Stengels kommt, aber keine Pilze in demselben auftreten.

4. Bei der Herzfäule der Runkelrüben, wobei im Spätsommer die Blätter stellenweise hellbraun und dann immer dunkler bis schwarz werden, vertrocknen oder faulen, findet sich im inneren Gewebe das Mycelium eines den vorigen sehr ähnlichen Pilzes, *Sporidesmium putrefaciens*, FUCKEL, dessen heraustretende Conidienträgerbüschel einen sammetartigen, olivenbraunen Ueberzug auf den kranken Theilen bilden. Zuerst bestehen die Räschen aus kurzen, dicken Trägern, die je eine grosse *Sporidesmium*-Spore abschnüren; dann werden in demselben Räschen längere Conidienträger getrieben, welche die Form von *Cladosporium* haben (Fig. 24.).

IV. Fusicladium.

Unter dieser Bezeichnung stellen wir hier eine Reihe von conidientragenden Pilzformen zusammen, welche auf Früchten und Blättern der Obstbäume braune oder schwarze Flecken bilden, indem auf einem in der Substanz des Pflanzentheiles eingewachsenen, flachen, dünnen Lager oder Stroma von unbestimmter Form überall ziemlich dicht stehende, einfache, sehr kurze, dicke Fäden sich erheben, die an ihrer Spitze eine oder mehrere, meist ein- oder zweizellige Conidien abschnüren.

1. *Fusicladium dendriticum*, FUCKEL, (*Cladosporium dendriticum*, WALLR.) auf den Blättern des Apfelbaumes und auf den reifenden Aepfeln. Auf letzteren verursacht der Parasit die sogen. Rostflecken: ungefähr runde, schwarze, fest in der Schale eingewachsene Krusten, die oft am Rande durch eine weisse Linie gesäumt sind, während auf ihrer Mitte, wenn sie eine gewisse Grösse erreicht haben, oft braune Korkbildung tritt. Während der Aufbewahrung der reifen Aepfel vergrössern sich die Flecken im Winter durch centrifugales Wachsthum. Wie SORAUER[2]) bereits beschrieben hat, wächst das zunächst farblose Mycelium in der Epidermis und spärlicher auch in den angrenzenden Parenchymzellen. Dann treten dickere Aeste der Mycelfäden im Innern der Epidermiszellen zu einer braunen, aus einem Pseudoparenchym bestehenden Kruste zusammen. Diese nimmt weiterhin bedeutend an Stärke zu und hebt dadurch die Aussenwand der Epidermiszellen ab, die dann den erwähnten weissen Saum bildet. Die zunächst darunter liegenden Zellschichten bräunen sich, und darunter entsteht Kork, der zuerst im Centrum das Stroma abstösst, während der Pilz peripherisch immer weiter greift. SORAUER hat zuerst die Conidienfructification auf diesen Pilzflecken aufgefunden, die vordem nur auf den Blättern bekannt war. Die oberflächlichen Zellen des Stroma wachsen zu den oben beschriebenen Conidienträgern aus. Sehr oft unterbleibt aber diese Bildung, und solche sterile Krusten sind bisher unter dem Namen *Spilocaea pomi*, Fr.[3]), beschrieben worden. In diesem Falle löst sich oft das Stroma selbst in seine einzelnen rundlichen oder eckigen Zellen auf; die letzteren sind dann keimfähig (gleichsam Gemmen): in Wassertropfen isoliren sie sich und treiben einen ihre braune Membran durchbrechenden kräftigen Keimschlauch. Für die Bildung des *Fusicladium* scheint mässig feuchte Luft Bedingung zu sein. Bei noch grösserer Feuchtigkeit werden die Fäden des *Fusicladium* sehr lang, ästig, verworren und stellen einen rauchbraunen Schimmel dar, auf dem auch Conidien abgeschnürt werden. Fortpflanzungsfähig wird der Pilz also unter allen Umständen. Eine höhere Fruchtform ist nicht bekannt. — Auf den Blättern bildet der Pilz zur Herbstzeit

---

[1]) BIEDERMANN's Centralbl. f. Agriculturchemie 1875, II. pag. 280.

[2]) Bot. Zeitg. 1875, Nr. 4 und Monatsschr. des Ver. zur Beförd. des Gartenb. i. d. kgl. preuss. Staaten 1875.

[3]) Systema mycologicum III. pag. 504.

schwarze, etwas strahlige Flecken an der Oberseite; nach SORAUER dringen hier Büschel von Conidienträgern aus der Epidermis hervor, in welcher sich auch später allmählich ein Stroma entwickelt.

2. *Fusicladium pyrinum*, FUCKEL, unter ganz ähnlichen Erscheinungen an den Blättern und Früchten des Birnbaumes, hier auch an den Zweigen auf dem Periderm einen »Schorf« oder »Grind« bildend, wobei die Spitzen der Triebe und die Knospen vertrocknen (vergl. SORAUER l. c.).

3. *Morthiera Mespili*, FUCKEL, ein den beiden vorigen sehr ähnlicher Pilz, der hauptsächlich durch seine eigenthümlichen Conidien sich unterscheidet: diese bestehen meist aus 4 kreuzweis verbundenen Zellen, nämlich aus zwei übereinanderstehenden, von denen die untere beiderseits zwei, bisweilen auch noch mehrere andere trägt; die Endzellen sind in eine lange steife Borste verlängert. Der Pilz bringt auf den Blättern und Zweigen von *Cotoneaster vulgaris* und *tomentosa*, *Mespilus germanica*, sowie des Birnbaumes eine von SORAUER[1]) genauer untersuchte, Blattbräune genannte Krankheit hervor. Die anfangs karminrothen, später braunen Flecken haben ein zeitiges Abfallen des Laubes zur Folge. SORAUER hat junge Birnblätter mit den Sporen erfolgreich inficirt. Der Keimschlauch bohrt sich in die Epidermiswand ein. In den abgefallenen kranken Blättern fand Derselbe im Winter Perithecien, eine Form von *Stigmatea* oder *Sphaerella*, die er für diejenigen der *Morthiera* hält. Doch überwintert der Pilz auch an den Zweigen und Knospenschuppen in der Conidienform.

Einige andere, minder genau bekannte, ähnliche Pilze auf Obstfrüchten sind in meinen »Krankheiten der Pflanzen« erwähnt.

V. *Polythrincium Trifolii*, KZE.

Das Schwarzwerden des Klee's, wobei an den noch grünen Blättern unserer angebauten Kleearten ungefähr runde, bis 1 Millim. und darüber grosse, schwarze, glanzlose Flecken auftreten, wird durch einen Conidienpilz obigen Namens bewirkt. Die Flecken bestehen aus einer dichten Gruppe von Conidienträgern, welche durch die Epidermis hervorbricht; es sind dunkelbraune, durch zahlreiche Einschnürungen gegliederte Fäden, deren jeder an der Spitze eine braune, ei- oder birnförmige, durch eine Querwand ungleich zweizellige Spore abschnürt. Im Herbst bilden sich bisweilen in diesen Polstern Spermogonien (als *Sphaeria Trifolii*, PERS., bekannt). Eine Perithecienfrucht ist noch nicht gefunden.

VI. Blattfleckenkrankheiten mit aus den Spaltöffnungen tretenden Conidienträgerbüscheln.

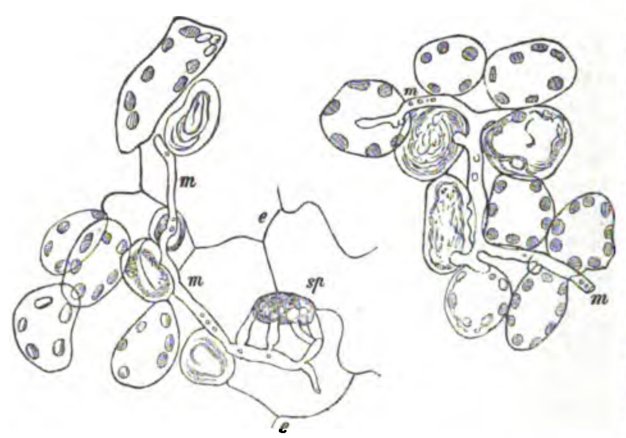
Unter diesem Titel ist hier eine Gruppe untereinander sehr ähnlicher, auf den verschiedensten Pflanzen auftretender Krankheiten zusammengestellt, die durch folgende Symptome charakterisirt sind. Meistens zur Sommerzeit erscheinen auf sonst noch lebenskräftigen Blättern weissliche, gelbe oder braune Flecken, an denen die Blattsubstanz abstirbt und vertrocknet. Anfangs verhältnissmässig klein, vergrössern sie sich allmählich, indem die Veränderung im ganzen Umfange centrifugal fortschreitet, so dass der Flecken an seinem Rande die Uebergangszustände vom lebendigen zum abgestorbenen Blattgewebe erkennen lässt, wobei bisweilen die erste Veränderung in einer später sich wieder verlierenden Röthung der Zellsäfte besteht, der Flecken also bisweilen roth gesäumt erscheint. Im ersten Stadium der Krankheit ist äusserlich kein Pilz vorhanden, vielmehr wird das Absterben des Gewebes durch ein endophytes Mycelium bewirkt; darauf fructificirt der Pilz mit conidientragenden Fäden, welche nur aus den Spaltöffnungen

---

[1]) Monatsschr. d. Ver. z. Beförd. d. Gartenb. i. d. kgl. preuss. Staaten. Januar 1878.

der kranken Blattstelle in Form kleiner Büschel hervortreten. Diese erscheinen unter der Lupe als zerstreut stehende, weisse oder, wenn die Fäden braun gefärbt sind, als dunkle, sehr kleine Pünktchen, die zunächst auf der Mitte des Fleckens, als dem ältesten Theile, erscheinen und denen im Umkreise weitere nachfolgen in dem Maasse, als der Flecken sich vergrössert. Eine gelbe Färbung der kranken Stellen rührt wie gewöhnlich von einer Desorganisation des Chlorophylls, eine braune Färbung von der Bräunung des Zellinhaltes und wol auch der Membranen des befallenen Gewebes her. Eine weisse Farbe hat ihren Grund in dem vollständigen Ausbleichen des Gewebes in Folge der Entleerung und Schrumpfung der Zellen und Erfüllung des Gewebes mit Luft. Kleine Blätter können von einem Flecken schliesslich ganz eingenommen werden, also vollständig vertrocknen. Grosse Blätter, die oft zahlreiche Flecken bekommen, erhalten sich eine Zeit lang, können aber je nach der Zahl und Grösse der letzteren schneller oder langsamer verderben.

Nach der Form der Conidienträger hat man diese Pilze in mehrere Gattungen *(Ramularia, Cercospora, Cylindrospora, Isariopsis, Scolecotrichum)* vertheilt, die aber einander sehr ähnlich und offenbar alle nahe mit einander verwandt sind. Es ist kaum zweifelhaft, dass sie alle als höhere, freilich keineswegs immer sich ausbildende Fruchtform Perithecien besitzen, nach denen sie zu *Sphaerella* oder ähnlichen Pyrenomyceten gehören. Aber da die hier vereinigten Fleckenkrankheiten immer nur mit dem Ausbruch jener Conidienträger endigen, und Perithecien, wenn sie sich bilden, immer erst an den völlig abgestorbenen und verwesenden Blättern erscheinen, so sind wir genöthigt, diejenigen Blattfleckenkrankheiten, bei denen diese Conidienträger auftreten, für besondere Krankheiten zu halten und sie von denjenigen zu unterscheiden, die unter sonst gleichen Symptomen auftreten, bei denen aber statt jener Conidienträger gewisse Spermogonienformen *(Septoria, Depazea, Phyllosticta etc.)* sich zeigen. Zwar ist es auch von diesen wahrscheinlich, dass sie Vorformen von Pyrenomyceten sind, ja es ist sogar denkbar, dass dieselben Pilze, welche auf Blattflecken das eine Mal in Conidienträgern erscheinen, in anderen Fällen in Form jener Spermogonien fructificiren. Da aber dafür noch kein Beweis vorliegt, so muss eben vorläufig auch die Pathologie diese Krankheitsformen trennen, womit jedoch selbstverständlich über die specifische Verschiedenheit der letzteren keine Behauptung ausgesprochen sein soll.



(B. 113.) Fig. 25.

Mycelium der *Cercospora cana*, SACC., im Mesophyll von *Erigeron canadensis*. Rechts ein Mycelfaden m m mit haustorienartigen Aestchen an Mesophyllzellen sich ansetzend, deren Inhalt dann sogleich desorganisirt wird. Links ein Mycelfaden m m, unter einer Spaltöffnung sp Zweige abgebend, die sich in derselben zu einem Hyphenknäuel, als Anlage der Conidienträger verflechten. e Epidermis. 300fach vergrössert.

Dass diese Pilze die Ursache der Blattflecken sind, an denen sie auftreten, habe ich[1]) bei *Isariopsis pusilla* an *Cerastium triviale* und *arvense*, bei *Ramularia obovata* an *Rumex sanguineus* und bei *Cercospora cana* an *Erigeron canadensis* nachgewiesen. Sie haben ein endophytes Mycelium, welches immer in dem noch lebendigen Mesophyll rings um die abgestorbenen Theile reichlich entwickelt ist, aber nicht über diese Stelle hinausgeht, so dass jeder Blattflecken einen Pilz für sich hat. Die Mycelfäden wachsen nur zwischen den Zellen, dieselben oft reichlich umspinnend, bei *Cercospora cana* mit kurzen, haustorienähnlichen Zweigen denselben sich äusserlich fest anlegend (Fig. 25). Es lässt sich deutlich erkennen, wie erst durch die Berührung mit Pilzfäden die Zellen erkranken in der oben beschriebenen Weise. Die Entwicklung der Conidienträger besteht bei allen diesen Parasiten darin, dass die in der Nähe der Athemhöhlen der Spaltöffnungen wachsenden Hyphen Zweige abgeben, die alle gegen die Spaltöffnung sich wenden und unter derselben zu einem runden Knäuel sich verflechten, der an Umfang zunehmend sich von unten in die Spaltöffnung einpresst und die Schliesszellen auseinander drängt, die dabei bisweilen absterben und undeutlich werden (Fig. 26). Aus dem in der erweiterten Spaltöffnung liegenden Scheitel des Hyphenknäuels sprosst dann das Büschel der Conidienträger hervor. Zu dieser Entwicklung ist ein gewisser Feuchtigkeitsgrad der Luft nothwendig. Bei *Ramularia obovata* auf *Rumex sanguineus* konnte ich in trockener Luft die Bildung der Conidienträger auf den Hyphenknäueln wochenlang zurückhalten, während trotzdem das Mycelium im Blatte weiter wuchs und die kranken Flecken vergrösserte. Die erwähnten Hyphenknäuel sind (an *Cercospora cana* beobachtet) die Anfänge der Perithecien, die sich später, nachdem die Conidienträger verschwunden sind und das Blatt auf der Erde allmählich verwest, ausbilden. Mit allen drei genannten Pilzen habe ich erfolgreiche Infectionsversuche an ihren Nährpflanzen angestellt. Die Conidien sind sofort nach ihrer Reife keimfähig; sie treiben einen langen, ziemlich dünnen, scheidewandlosen Keimschlauch, welcher, wenn die Sporen auf gesunde Blätter gesäet worden sind, meist ohne Zweigbildung und ohne erhebliche Richtungsänderung auf weite Strecken über die Epidermis hinwächst. Trifft die Spitze auf eine Spaltöffnung, so ändert sich das Wachsthum des Keimschlauches, indem er unter kleinen Schlängelungen, oft auch unter dichotomer Verzweigung und netzförmiger Anastomosirung der Zweige die Schliesszellen überspinnt und auch in die Spalte sich einsenkt; von dort kann er sich durch die Athemhöhle ins Innere fortsetzen. An den besäeten Blattstellen treten binnen etwa zwei Wochen die charakteristischen Erkrankungen des Gewebes ein.

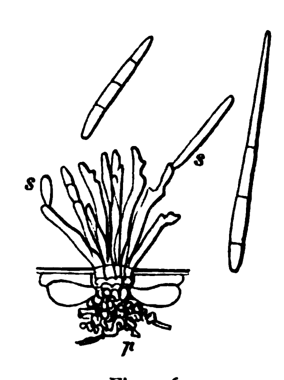


Fig. 26. (B. 114.) **Conidienträgerbüschel** von *Cercospora cana*, SACC., auf *Erigeron canadensis*. Durchschnitt durch die Epidermis an einer Spaltöffnung, unter welcher das Mycelium einen Fadenknäuel p gebildet hat, aus welchem die Fruchhyphen durch die Spaltöffnung hervorsprossen. Bei s Conidienabschnürung. 300fach vergrössert.

Die Zahl der bekannten Formen dieser Pilze ist eine sehr grosse; von ihrer Aufzählung muss hier Abstand genommen werden. Ein hervorragenderes Interesse möchten als auf Culturpflanzen vorkommend etwa beanspruchen: *Cercospora Vitis*, SACC., (*Cladosporium viticolum*, CES.) auf den Blättern des Weinstockes, *Cercospora Apii*, FRES., auf *Apium graveolens* und *Petroselinum sativum*; *Scolecotrichum graminis*, FUCKEL, auf Blättern verschiedener Gräser.

VII. Blatt- und Fruchtflecken mit conidientragendem Stroma.

Eine Gruppe parasitischer Pilze, welche auf kranken Flecken von Blättern und Früchten vorkommen, ist charakterisirt durch ein unbedeutendes, dünnes, in der Substanz des Pflanzentheiles sich bildendes Stroma, welches nach Zerstörung oder Durchbrechung der Epidermis seine an der Oberfläche durch Abschnürung entstehenden Sporen hervortreten lässt.

1. Die Schwindpocken, der schwarze Brenner oder das Pech der Reben oder die Anthracnose. Bei dieser Krankheit des Weinstockes bilden sich auf allen grünen Theilen,

[1]) FRANK, Bot. Zeitg. 1878, Nr. 40.

Blättern, Blattstielen, Internodien und Ranken sowol wie Beeren, braune, etwas vertiefte, mit einem dunkleren, wulstigen Rande versehene Flecken, welche anfangs sehr klein sind und allmählich an Umfang zunehmen, wobei sie gewöhnlich im Umriss abgerundete Ausbuchtungen mit spitzen Winkeln dazwischen zeigen. Die braune Mitte ist vollständig abgestorben, so dass das Blatt hier endlich durchlöchert werden kann. Wenn die Flecken an den jungen Triebspitzen erscheinen, so werden diese sammt ihren jungen Blättern schnell zerstört. Schon fester gewordene Theile widerstehen zwar länger, aber die Flecken fressen hier nicht nur im Umfange weiter, sondern auch nach innen, so dass das Gewebe bis ans Holz cariös wird, und die Stengel endlich absterben können. Ebenso werden die Beerenansätze durch die Krankheit zerstört. Nach MEYEN[1]) ist schon in den 30er Jahren in den Gärten in der Nähe von Berlin eine Krankheit des Weinstockes überaus verderblich aufgetreten, welche nach der gegebenen Beschreibung wahrscheinlich dieselbe gewesen ist, wie die, über welche wir neuerdings durch DE BARY[2]) genauer unterrichtet worden sind, und in den letzteren Jahren ist man beinahe in allen weinbauenden Ländern auf dieselbe aufmerksam geworden. Der Pilz, welcher den Brenner verursacht, *Sphaceloma ampelinum*, DE BY. bildet sehr feine Fäden, die sich zuerst in der Aussenwand der Epidermiszellen verbreiten, dann auch an die Oberfläche treten und sich hier zu dichten Knäueln verflechten, auf denen ein Büschelchen kurzer, dicker Aestchen als Conidienträger getrieben wird, die auf ihrer Spitze kleine, ellipsoidische, farblose Sporen abschnüren. Diese werden durch Thau und Regen verbreitet. DE BARY hat sie mit Wassertropfen auf gesunde, grüne Rebentheile gebracht, wo sie keimten, ihre Keimschläuche eindrangen und nach etwa 8 Tagen an den besäeten Punkten wieder die charakteristischen Flecken erzeugten. Nach CORNU[3]) wird an den Stengeln die äussere Lage des jungen Korkes befallen, es bildet sich ein gebräunter abgestorbener Flecken, der später im Centrum weiss oder grau wird, abgestorbenes Gewebe zeigt und endlich zerreisst. Das darunter liegende lebendige Gewebe erleidet Wachsthum und Theilung der Zellen, und eine Korklage sucht die cariösen Stellen abzugrenzen. Die Markstrahlen zeigen fächerförmige Streckung; das Holz verändert sich nur insofern als das Cambium unregelmässige Contour bekommt. Auch unter den gebräunten Stellen der Epidermis der Beeren sucht sich eine Korkschicht zu bilden.

Ueber mehrere in den letzten Jahren unter verschiedenen Namen aufgetauchte Pilze, die mit dem eben beschriebenen identisch zu sein scheinen oder in den Entwicklungsgang desselben gehören könnten, vergleiche man meine »Krankheiten der Pflanzen.«

2. *Gloeosporium*, DESM. et MONT. Die Pilze dieser Gattung haben ein punktförmig kleines, flaches Stroma, welches sich unterhalb der Epidermis bildet; letztere zerreisst dann über demselben in einzelnen Lappen, worauf die Sporen als eine gallertartige Masse hervorquellen. Das Stroma besteht nur aus den zahlreichen, dicht beisammenstehenden, kurzen Basidien, deren jede eine ei-, birn- oder cylinderförmige, einzellige, farblose Spore abschnürt. Gewöhnlich stehen mehrere solcher bräunlicher oder hell lachsfarbener Sporenlager auf einem kranken Flecken. Man kennt eine Anzahl Formen auf Blättern und auf Früchten; besonders sind in England mehrere derartige Pilze neuerlich auf Gurken und Melonen, Pfirsichen, Aprikosen und Aepfeln als schädlich beobachtet worden[4]).

3. Pilze aus derselben Verwandtschaft sind noch: *Septosporium curvatum*, RABENH., welches nach A. BRAUN[5]) hellbraune, dürre Flecken an den Blättern der Robinien erzeugt, *Hymenula Platani*, LÉV., welche ein Morschwerden der Blattrippen und zeitiges Abfallen der Blätter von *Platanus orientalis* bewirkt, und *Steirochaete Malvarum*, A. BR. et CASP., welche CASPARY und A. BRAUN (l. c.) bei einer Fleckenkrankheit der Blattstiele und Stengel der Malven gefunden haben.

---

[1]) Pflanzenpathologie, pag. 204.

[2]) Bot. Zeitg. 1874, pag. 451.

[3]) Soc. bot. de France, 26. Juli 1878.

[4]) Vergl. BERKELEY, Gardener's Chronicle 1859, pag. 604; 1856, pag. 245; 1876. II. pag. 175 etc.

[5]) Ueber einige neue oder weniger bekannte Pflanzenkrankheiten. Berlin 1854.

VIII. Blatt- und Fruchtflecken mit Spermogonien oder Pykniden.

Auf Blättern und Früchten kommen Fleckenkrankheiten von ganz derselben Beschaffenheit vor, wie die im Vorhergehenden aufgeführten, aber die begleitenden Pilze sind keine Conidienträger, sondern Spermogonien, beziehentlich Pykniden, welche dem unbewaffneten Auge als feine, schwarze Pünktchen auf den Blattflecken erscheinen. In der Mycologie werden diese Formen mit dem Gattungsnamen *Depazea*, *Ascochyta* oder *Phyllosticta*, *Septoria*, *Phoma* und *Dilophospora* bezeichnet. Von ihrer muthmasslichen Beziehung zu den blattfleckenbewohnenden Conidienformen und ihrer wahrscheinlichen Zugehörigkeit zu Perithecien (*Sphaerella*-Formen), die während der Verwesung der befallenen Pflanzentheile oft sich bilden, ist oben bereits die Rede gewesen.

Man weiss seit H. v. MOHL[1]), dass bei der Fleckenkrankheit der Maulbeerblätter die Myceliumfäden der *Septoria Mori*, LÈV. in den Intercellulargängen der kranken Blattflecken wachsen und die Spermogonien unter der Epidermis durch Zusammentreten zahlreicher Fäden sich bilden An einer auf *Stellaria media* schmarotzenden *Ascochyta* finde ich die Entwicklung ganz analog den conidientragenden blattfleckenbewohnenden Pilzen: die zahlreichen Myceliumfäden nur in den Intercellulargängen und die Spermogonien aus zahlreichen verflochtenen Fäden in den Athemhöhlen der Spaltöffnungen sich bildend, aus welchen das Haarbüschel hervorragt, welches die Mündung dieser Kapseln umgiebt. Die Bedeutung dieser Spermogonien ist unbekannt; ihre Keimung gelingt entweder nicht, oder wo es der Fall ist, hat man doch nicht den Pilz wieder daraus erzeugen können.

Von der ausserordentlich grossen Zahl dieser Pilze seien hier ausser den genannten nur noch erwähnt: *Dilophospora graminis*, DESM., an verschiedenen Gräsern, früher in Frankreich[2]) auf Roggen, in England[3]) auf Weizen beobachtet, *Phoma Hennebergii*, KÜHN[4]), an den Spelzen des Weizens, *Ascochyta Fragariae*, LASCH, auf weissen, dunkelroth gesäumten Flecken der Erdbeerblätter, *Depazea pyirna*, RIESS, auf weissen, braungeränderten Flecken der Birnbäume.

Ausser den oben genannten Gattungen giebt es noch einige etwas abweichende Spermogonien- oder Pyknidenformen, welche ähnliche krankhafte Zustände an Blättern veranlassen. Von diesen sei wegen seiner heftigen Wirkung hier noch erwähnt *Asteroma Padi*, DC. (*Actinonema Padi*, FR.), welches an *Prunus Padus* eine vollständige Verderbniss der Blätter bewirkt. Von irgend einem Punkte der Oberseite des noch grünen Blattes aus verbreitet sich der faserige, strahlig gelappte, graue oder bräunliche, scheinbar oberflächliche, der Blattmasse fest anhaftende Pilz ringsum. In der Mitte der befallenen Stelle wird die Blattmasse braun, trocken, schrumpft und zerbröckelt, und der Pilz hört nicht eher zu wachsen auf, bis er das ganze Blatt eingenommen und zerstört hat. Das eigentliche Mycelium befindet sich im Innern des Blattes, die Faserschicht an der Oberfläche wächst zwischen der Epidermis und der Cuticula; sie besteht aus ziemlich starken Fäden, die in einfacher Schicht einer am andern liegen, alle in radialer Richtung laufen und dichotom sich verzweigen. An zahlreichen Punkten entstehen auf dieser Schicht die sehr flachen, von der abgehobenen Cuticula zunächst noch bedeckt bleibenden Spermogonien, deren längliche Spermatien zuletzt durch ihre Anhäufung die Cuticula durchbrechen. In ganz ähnlicher Weise erscheinen *Asteroma radiosum*, FR., (*Actinonema rosae*, FR.) auf Rosenblättern, sowie noch mehrere andere Arten auf anderen Nährpflanzen.

---

1) Bot. Zeitg. 1854, pag. 761.

2) Vergl. Desmazieres in Ann. des sc. nat. 2. sér. T. XIV.

3) Vergl. Bot. Zeitg. 1863, pag. 245.

4) RABENHORST, Fungi europaei, Nr. 2261.

IX. Blattflecken mit einfachen Perithecienformen.

Es giebt einige endophyte Pyrenomyceten, welche in der Form einfacher Perithecien auf lebenden Pflanzentheilen auftreten. So kennt man mehrere Blattfleckenkrankheiten von der oben (pag. 497) charakterisirten Art, welche statt wie gewöhnlich von Conidienträgern oder Spermogonien von Perithecien der Gattung *Sphaerella* begleitet sind, wie z. B. bei *Sphaerella Polypodii*, FUCKEL, auf *Polypodium vulgare*, *Pteris aquilina*, *Aspidium filix mas* etc. Ebenso treten die kleinen halbkugeligen, in kleinen schwarzen Trupps stehenden Perithecien von *Stigmatea* auf der Epidermis von Blättern auf, welche früher oder später an diesen Punkten sich gelb färben, z. B. *Stigmatea Chaetomium*, FR., auf den Blättern der Brombeer- und Himbeersträucher. *Gnomonia fimbriata*, FUCKEL, bildet seine mit nadelförmigen langen Hälsen vorstehenden Perithecien auf der Unterseite der Blätter von *Carpinus Betulus* in kleinen schwarzen Gruppen, in deren Umgebung die Blattmasse gebräunt wird. Weitere hierher gehörige Parasiten sind in meinen »Krankheiten der Pflanzen« besprochen.

X. Pyrenomyceten als Ursache von Holzgeschwülsten.

1. Der Holzkropf von *Populus tremula*. Nach THOMAS[1]) kommen in Thüringen an den Stämmen und Zweigen der Zitterpappel Anschwellungen von meist Haselnuss- bis Taubeneigrösse vor, die eine vieljährige Entwicklung haben. Die ersten Anfänge in der Grösse von etwa 1 Millim. Durchmesser, die an zweijährigen Zweigen gefunden wurden, bestehen in kleinen Anschwellungen des Rindengewebes. Dann tritt auch eine Hypertrophie des Holzkörpers ein. Später kann die verdickte Holzstelle durch Verwitterung der darüber liegenden Rinde freigelegt werden. Von den ersten Entwicklungsstadien an bemerkt man auf der Oberfläche der Anschwellungen kleine schwarze Punkte, die Mündungen von Pykniden, welche länglich elliptische Sporen enthalten, eine Form von *Diplodia* darstellen. Das Mycelium findet sich im hypertrophirten Rindegewebe. THOMAS hält diesen Pilz wegen seines ausnahmslosen Vorkommens in den Geschwülsten für die Ursache derselben.

2. Ein ähnliches Mycocecidium ist in Amerika unter dem Namen »black Knot« an den Kirsch- und Pflaumbäumen bekannt. Diese knotenartigen Geschwülste werden durch die *Sphaeria morbosa*, SCHW., verursacht. Das Mycelium derselben ist nach FARLOW[2]) in allen zu finden; es beginnt sein Wachsthum im Cambium, welches dadurch zu einer Hypertrophie veranlasst wird. In dieser Wucherung ist der Unterschied zwischen Holz und Rinde aufgehoben, indem sie aus einem parenchymatösen Gewebe gebildet ist, in welchem die Mycelstränge sich befinden. Die Früchte des Pilzes (*Cladosporium*-Conidienträger, Spermogonien, Pykniden und Perithecien) kommen auf den Geschwülsten zur Entwicklung.

XI. Der Wurzeltödter, *Rhizoctonia*.

Wir haben es hier mit Schmarotzern auf Wurzeln und anderen unterirdischen Organen zu thun. Ein stark entwickeltes, meist faserig-häutiges, violett gefärbtes Mycelium überzieht die lebenden Wurzeln oder andere unterirdische Theile vollständig und tödtet sie.

---

[1]) Verhandl. des bot. Ver. d. Prov. Brandenburg 1874, pag. 42.

[2]) Referat in JUST bot. Jahresber. für 1876, pag. 181.

1. Der Wurzeltödter der Luzerne *(Rhizoctonia Medicaginis,* DC., *Rh. violacea,* TUL., *Byssothecium circinans,* FUCKEL). In Frankreich und im westlichen Deutschland kommt häufig auf den Luzernefeldern eine verheerende Krankheit vor, bei welcher die Pflanzen ohne zuvor etwas Krankhaftes zu zeigen, gelb werden, welken und unaufhaltsam absterben. Das Uebel beginnt an einzelnen Punkten und verbreitet sich von diesen aus ringsum immer weiter, so dass grosse, kreisrunde Fehlstellen entstehen. Als nächste Veranlassung des Absterbens der Pflanzen stellt sich eine Verderbniss der Wurzeln heraus. Die Pfahlwurzel und alle ihre Verzweigungen bis zu den feinsten Aestchen sind ganz überzogen von einem violetten, fein faserighäutigen Pilz, von welchem auch Fasern und dickere Faserstränge abgehen und zwischen den die Wurzel umgebenden Erdtheilchen sich verlieren. Die befallenen Wurzeln sind weich und welk oder bereits getödtet und werden bald morsch und faulig. In den äusseren Zellen der Korkschicht und an der Oberfläche derselben ist eine dicht verfilzte Masse braun-violetter Fäden entwickelt, hier reichlicher, dort spärlicher; nach aussen sind die Fäden nur locker verflochten, sie umhüllen hier wie eine dünne Watte den Wurzelkörper. Ihre Dicke beträgt 0,0045 bis 0,009 Millim.; sie sind mit Querscheidewänden versehen, verzweigt und haben mässig starke, violette Membranen. Im Innern der Wurzel ist ein Mycelium zu finden, dessen farblose, zwei bis drei Mal dünnere Fäden zwischen den Zellen und quer durch dieselben wachsen. Sie sind besonders im Rindegewebe verbreitet, und an vielen Stellen ist ihr Zusammenhang mit dem äusseren violetten Mycelium zu erkennen. Wo nämlich die violetten Fäden tiefer in das Gewebe eindringen, verlieren sie ihre Färbung und werden dünner. Der violette Pilz ist daher nur der oberflächlich entwickelte Theil des Parasiten, in welchem unter gewissen Umständen auch Fruchtbildung stattfindet. Nach FUCKEL sind die dichteren, weichen, kugeligen Wärzchen, die häufig in dem violetten Ueberzuge auftreten, Anfänge von Pykniden, welche im reifen Zustande längliche, vierfächerige, violette Sporen entlassen. Auch Perithecien hat FUCKEL gefunden, und zwar im Herbste an den schon ganz in Fäulniss übergegangenen durch die *Rhizoctonia* getödteten Wurzeln; ihre Sporenschläuche enthalten je 8 länglich-eiförmige, vierzellige, violette Sporen. Hiernach ist der Pilz mit dem Gattungsnamen *Byssothecium* unter die Pyrenomyceten aufgenommen worden. Ueber das Schicksal dieser Sporen und über die erste Entwicklung des Pilzes auf dem Acker liegen keine zuverlässigen Beobachtungen vor. Ob zur Ueberwinterung des Pilzes im Boden Theile des alten Myceliums genügen oder ob dazu die Sporen erforderlich sind, ist unbekannt. Gewiss ist nur, dass der Pilz, wenn er einmal vorhanden ist, unterirdisch durch sein Mycelium sich auf benachbarte gesunde Pflanzen verbreitet und diese ebenfalls tödtet. Erfolgreiche Mittel zur Vertilgung der Krankheit besitzen wir bis jetzt nicht. Um die Weiterverbreitung des Pilzes zu verhindern, empfiehlt es sich, rings um die verwüsteten Stellen Gräben zu ziehen, von der Tiefe der Wurzeln. Weitere Fingerzeige zur Bekämpfung des Uebels würde die Beantwortung der Frage liefern, wie lange der Pilz an den Wurzelresten im Boden lebendig bleibt, und ob er ausser der Luzerne noch andere Nährpflanzen hat. Hinsichtlich der letzteren Frage sind die nachfolgenden Bemerkungen zu berücksichtigen.

Dem Wurzeltödter der Luzerne gleiche oder sehr ähnliche Pilze von gleich verderblicher Wirkung sind auf einer Reihe anderer Pflanzen, und zwar nur in der Mycelform bekannt. TULASNE[1]) hält alle diese für ein und dieselbe Species und hat daher für alle den Namen *Rhizoctonia violacea.* Doch fehlt dafür bis jetzt der sichere Nachweis, so lange man die Früchte derselben nicht kennt und keine Versuche vorliegen, sie von der einen Nährspecies auf eine andere zu übertragen. TULASNE hat den Wurzeltödter auch beobachtet an Rothklee, *Ononis spinosa,* Spargel, *Sambucus Ebulus, Rubia tinctorum,* sowie an den Wurzeln der Orangenbäume, KÜHN[2]) fand ihn unter den gleichen Symptomen auf Fenchel, Möhren und anderen Umbelliferen, Zucker- und Futterrüben und an den Knollen der Kartoffeln. Ferner ist mit diesem Pilz sehr nahe verwandt der Safrantod *(Rhizoctonia Crocorum,* DC., *Rh. violacea,* TUL.), der schon im vorigen Jahrhundert auf den Safranfeldern Süd-Frankreichs grosse Verheerungen anrichtete. Genaueres über diese und andere Rhizoctonien auf Zwiebelgewächsen s. in meinen »Krankheiten der Pflanzen«.

Mit dem Namen Pockenkrankheit der Kartoffeln ist von KÜHN (l. c.) eine ähnliche

---

[1]) Fungi hypogaei, pag. 188.

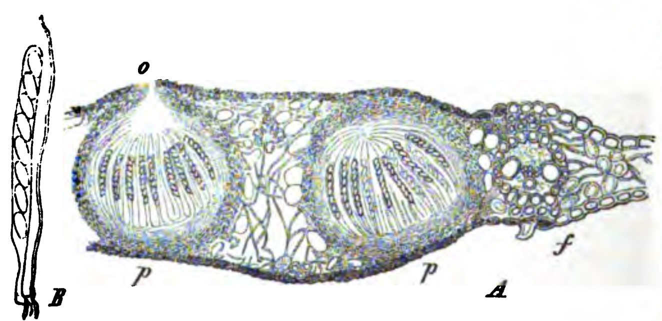
[2]) Krankheiten der Culturgewächse, pag. 224.

Pilzbildung an Kartoffelknollen belegt worden, bei welcher an einzelnen Stellen stecknadelkopfgrosse oder etwas grössere, anfangs weissliche, später dunkelbraune Pusteln auf der Schale auftreten. Dieselben haben den Bau von Sclerotien: von ihrer Oberfläche aus ziehen sich einzelne, braune, septirte, Myceliumfäden auf der Schale hin. Eine Beschädigung der Knolle findet ausser dem Unansehnlichwerden nicht statt. Der von KÜHN *Rhizoctonia Solani* genannte Pilz scheint von der *Rhizoctonia violacea* verschieden zu sein; über seine weitere Entwicklung ist nichts bekannt.

XII. Zusammmengesetzte Pyrenomyceten.

Bei den sogen. zusammengesetzten Pyrenomyceten sitzen die Perithecien nicht unmittelbar auf dem Mycelium, sondern in einem gemeinschaftlichen grösseren Fruchtkörper (Stroma), welcher wieder von sehr verschiedener Form und Beschaffenheit sein kann und die oft in grosser Zahl vorhandenen Perithecien bald auf seiner Oberfläche, bald im Innern eingesenkt bildet. Nach den Verschiedenheiten dieses in der Abhandlung »Pilze« eingehend behandelten Fruchtbaues werden bekanntlich die Gattungen eingetheilt. Als Parasiten auf Pflanzen kommen hier die Gattungen *Phyllachora, Polystigma, Epichloë, Nectria* und *Claviceps* in Betracht.

I. *Phyllachora*. Die Krankheitserscheinung, welche das Auftreten der hierher gehörigen Parasiten an lebenden Blättern bedingt, kann als Blattschorf bezeichnet werden. Das Stroma stellt eine tiefschwarze, mehr oder weniger glänzende, in der Substanz des Blattes befindliche, wenig erhabene Kruste von unbestimmtem Umriss und verschiedener Grösse dar. Es wird gebildet aus zahlreichen, zusammenhängenden feinen Pilzfäden, welche zwischen und in den Zellen des Gewebes wachsen und dadurch das letztere, mit Ausnahme der Fibrovasalstränge verdrängen, so dass an Stelle des Gewebes das Stroma tritt (Fig. 27). Alle Grenzen des letzteren sind durch eine Schwärzung der Pilzfäden bezeichnet. Die schwarze Grenzschicht liegt entweder innerhalb der Epidermis oder unterhalb derselben. In dem Stroma befinden sich in einer einfachen Schicht nebeneinander sphärische Kammern fast von derselben Dicke wie das Stroma, deren jede eine ebenfalls aus gebräunten Fäden bestehende dunkele Wand und eine porenförmige an der Oberfläche des Stroma liegende Mündung hat. Es sind die Perithecien, welche mit Paraphysen gemengte Sporenschläuche mit je 8 länglichen oder eiförmigen, farblosen ihre Sporen enthält. Die mit Blattschorf bedeckten Theile verlieren vorzeitig grüne Farbe und sterben ab.



(B. 115.) Fig. 27.
Phyllachora graminis, FUCKEL. A Querdurchschnitt durch das in der Blattsubstanz entwickelte an seiner Oberfläche (dem in der Epidermis liegenden Theile) geschwärzte Stroma; der Schnitt ist durch zwei im Stroma nebeneinanderliegende Perithecien pp gegangen. o Mündung des einen Perithecium. f Fibrovasalstrang. 200fach vergrössert. B Ein Ascus und ein Paraphyse aus einem Perithecium. 500fach vergrössert.

Phyllachora graminis, FUCKEL (*Dothidea graminis*, FR.), bildet den Blattschorf auf den Grasblättern, besonders auf *Triticum repens, Aira flexuosa* (hier wegen der schmalen Blätter eine

ringsum gehende Verdickung bildend), *Poa*-Arten etc. — *Ph. Pteridis,* FUCKEL, *(Dothidea Pteridis,* FR.), den ganzen Wedel des Adlerfarns befallend, der dann zeitig gelb wird und auf der Unterseite sämmtlicher Fiederchen wie schwarz bemalt aussieht durch die regelmässig länglichen schwarzen Flecken, welche zwischen den von der Mittelrippe gegen den Rand laufenden Seitennerven liegen. — *Ph. betulina,* FUCKEL, *(Dothidea betulina,* FR.), rundliche schwarze Schorfe an der Oberseite der Birkenblätter bildend. — *Ph. Ulmi,* FUCKEL *(Dothidea Ulmi,* FR.), in gleicher Weise an den Rüstern.

II. *Polystigma rubrum,* TUL., *(Dothidea rubra,* FR.) ist die Ursache der Rothflecken der Pflaumenblätter. Im Sommer kommen häufig auf den Blättern der Pflaumen-Arten und des Schwarzdornes grosse, fleischige, feuerrothe Flecken vor, welche das Stroma des genannten Pilzes sind. Dasselbe wird hier vom Blattgewebe und vom Pilz zugleich gebildet. Die Epidermis bleibt unversehrt erhalten und das Mesophyll wird durch Hypertrophie zu einem parenchymatösen, von den Fibrovasalsträngen durchzogenen Gewebe, dessen Zellen chlorophylllos sind und welches reichlich von den Pilzfäden durchwuchert ist. An der Unterseite des Blattes zeigt das Stroma zahlreiche sehr feine Pünktchen, die Mündungen der in demselben liegenden Spermogonien, welche in kleinen Schleimtröpfchen ihre fadenförmigen, hakenförmig gekrümmten Spermatien ausstossen. Dies geschieht schon auf dem lebenden Blatte. Perithecien bilden sich aber hier erst an dem abgefallenen Laub, wo das Stroma dann braun geworden ist und die Spermogonien verschwunden sind. Sie stellen ebenfalls Kammern im Innern des Stroma dar, die durch eine enge Mündung sich nach aussen öffnen; sie enthalten in keulenförmigen Schläuchen je 8 länglichrunde, farblose Sporen. Ueber die Entwicklung des Pilzes aus seinen Sporen ist nichts bekannt.

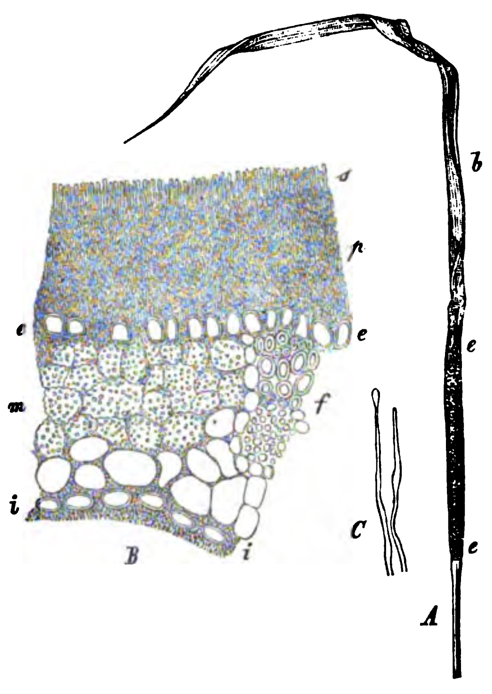


Fig. 28. (B. 116.)

Stroma der *Epichloe typhina* auf der obersten Blattscheide von *Phleum pratense.* A der obere Theil des erstickten Halmes mit dem letzten entwickelten Blatte b, auf dessen Scheide das Stroma ee entstanden ist. B Stück eines Durchschnittes durch ein solches Stroma von *Agrostis vulgaris;* m das vom Mycelium durchwucherte Blattgewebe, f Fibrovasalstrang, ii die Epidermis der Innenseite der Scheide, zwischen deren Zellen das Mycelium nach den inneren Theilen der Knospe dringt. ee Epidermis der Aussenseite der Scheide, zwischen den Zellen derselben wächst das Mycelium hervor, um sich zu dem Stroma p zu entwickeln, dessen Fäden an der Oberfläche ein conidienabschnürendes Hymenium s bilden. C Zwei conidienbildende Fadenenden. 500fach vergrössert.

III. *Epichloe typhina,* TUL., *(Dothidea typhina,* FR.). Auf verschiedenen Gräsern, besonders am Timothegras *(Phleum pratense)*, an *Dactylis glomerata, Poa nemoralis* etc. zeigt sich dieser Schmarotzer unter folgenden Symptomen. An den jungen, noch nicht blühenden Halmen bekommt die Scheide des obersten Blattes, welches die jüngsten Blätter noch umhüllt, ringsum in ihrer ganzen Länge ein weissliches Aussehen

und verdickt sich allmählich zu einer anfangs weissen, später goldgelb, endlich rothbraun werdenden Walze (Fig. 28). Das Wachsthum der ganzen von dieser Scheide umhüllten Triebspitze kommt in der Regel zum Stillstand, und da nun inzwischen das oberste Blatt, welches zu der erkrankten Scheide gehört, verwelkt und verdirbt, so trägt der Halm eigentlich nur jenen walzigen Körper und sieht daher einem kleinen Rohrkolben nicht unähnlich. Dieser Körper ist ein Pilzstroma. Auf dem Querdurchschnitt zeigt sich das Zellgewebe der Scheide und der von ihr umhüllten jüngeren Theile ziemlich deutlich erhalten, aber durchwuchert von einer Menge Pilzfäden, die vorzugsweise zwischen den Zellen wachsen. Sie dringen aus der äusseren Scheide in die inneren Theile hinüber, und stellenweis sind die Zwischenräume von einer dicht verfilzten Masse von Pilzfäden ausgefüllt. Die mächtigste Entwicklung erreicht der Pilz an der Aussenfläche der Scheide: die Fäden treten, die Epidermiszellen auseinander drängend, aber ohne sie undeutlich zu machen, überall hervor und vereinigen sich hier zu einem Filzgewebe, welches als eine fleischige, weisse Hülle das Ganze bedeckt. Dieser Pilzmantel wird immer dicker, weil seine vorwiegend in radialer Richtung stehenden Fäden an ihren äusseren Enden wachsen und durch Verzweigung sich vermehren. Die äussersten kleinen Aestchen der Fäden des Stroma schnüren kleine, eiförmige Conidien ab. Dieses Conidienlager verliert sich nach einiger Zeit, und die Oberfläche bedeckt sich nun mit den zahlreichen, dicht nebeneinanderstehenden, gelblichen, fast kugelrunden Perithecien, die schon im Sommer auf den lebenden Pflanzen ihre Reife erreichen. Sie enthalten achtsporige Schläuche mit cylindrischen Sporen. DE BARY[1]) hat nachgewiesen, dass das Mycelium vom Grunde der Graspflanze aus im Halme, und zwar in den Intercellulargängen des Markes emporsteigt. Ob es in den perennirenden Theilen der Pflanze überwintert, ist unbekannt. Auch über das Schicksal der beiderlei Sporen weiss man nichts.

IV. *Nectria.* Die fleischigen, hochrothen oder grünlichen Perithecien dieser Gattung sitzen selten einzeln, häufiger zu mehreren beisammen auf der Oberfläche eines kleinen, warzenförmigen Stroma. Als conidientragende Form gehört zu diesen Pilzen diejenige, die als *Tubercularia*, beziehentlich *Chaetostroma* bezeichnet wird. Dieselbe bildet kleine, meist rothe, wärzchenförmige Stromata, auf denen Conidien abgeschnürt werden. Die Perithecien werden nicht immer gebildet; wo es der Fall ist, folgen sie den Conidienfrüchten nach. Man kennt von dieser Pilzgattung viele Formen, welche auf abgestorbenem Holze saprophyt wachsen. Es könnte aber hier das auch anderwärts bestehende Verhältniss vorliegen, dass manche dieser Pilze je nach Umständen bald einer saprophyten, bald einer parasitären Ernährung fähig, im letzteren Falle die Ursache des Krankheitszustandes sind, in dessen Begleitung sie auftreten.

1. *Nectria ditissima*, TUL., ist nach R. HARTIG die Ursache einer Art des Rothbuchenkrebses, welcher an jungen, bis zu zehnjährigen, Stämmen gefunden wird. Das Mycelium perennirt in Rinde- und Bastgewebe der Krebsgeschwulst und breitet sich in demselben weiter aus; da dies aus verschiedenen Gründen ungleichmässig geschieht, so wird die Geschwulst dem entsprechend unregelmässig. Aus der Rinde der befallenen Theile brechen die zahlreichen rothen Polster hervor, die entweder *Tubercularia* oder *Nectria*-Früchte sind. Nach den Erfolgen der Infectionen die R. HARTIG mit den Ascosporen der letzteren Früchte in Rindewunden anstellte, ist an der parasitären Wirkung des Pilzes nicht zu zweifeln.

2. *Nectria Rousseliana*, TUL., erscheint bei einer Dürre der Buchsbaumtriebe, wobei

[1]) Flora 1863, pag. 401.

auf der Unterseite der Blätter die kleinen, fleischrothen, conidientragenden Polster der *Chaetostroma Buxi Corda* auftreten, aus denen später meist je ein grünliches weichfleischiges Perithecium hervorwächst.

3. Eine Stammfäule der Pandaneen, welche in einer Erweichung des Gewebes unter dem Ansatze der Blätterkrone besteht, in deren Folge letztere sich umneigt, wird nach SCHRÖTER durch einen Pilz verursacht, dessen Mycelium in dem erkrankten Gewebe und in den angrenzenden Parthien verbreitet ist. Es zeigte sich dabei eine Reihe verschiedener Pilzfrüchte, und zwar ein *Melanconium*, eine *Stilbospora*, eine *Tubercularia*, ein *Verticillium* und eine *Nectria*. Ob alle diese Formen zusammengehören, was schon aus mycologischen Gründen unwahrscheinlich ist, und welcher Pilz als eigentliche Ursache der Fäule zu betrachten ist, bleibt noch zu entscheiden.

V. *Claviceps purpurea*, TUL. Der Pilz des Mutterkorns. Mutterkorn ist eine aus einem Pilz bestehende krankhafte Bildung in den Blüthen zahlreicher Gramineen und Cyperaceen, die hauptsächlich am Roggen allgemein bekannt ist. Man versteht darunter einen unregelmässig walzenförmigen, schwach hornförmig gekrümmten, der Länge nach mehr oder weniger gefurchten, schwarzen, inwendig weissen, wachsartig harten Körper, welcher an Stelle des verdorbenen Kornes steht und mehr oder weniger weit aus den Spelzen hervorragt. Seine Grösse steht in einem gewissen Verhältniss zu derjenigen der Blüthenspelzen, er ist um so kleiner je kleiner die Blüthe ist, daher bei den einzelnen Gräsern von sehr ungleicher Grösse. Mutterkorn ist schon auf so vielen Gramineen gefunden worden, dass es fast scheint, als gäbe es nur wenige Gattungen, wo solches nicht vorkommt; im Getreide ist es zwar auf Roggen weitaus am häufigsten, wird aber auch auf Weizen, Gerste und Hafer gefunden.

Bezüglich der *Claviceps purpurea*, deren Morphologie in der Abhandlung »Pilze« eingehender besprochen wird, sei hier nur hervorgehoben, dass der Schmarotzer, welcher ein Mutterkorn erzeugt, auf die einzelne Blüthe beschränkt ist. Er entwickelt sich allein in dem jungen Fruchtknoten zur Blüthezeit. Daher ist seine Anwesenheit in dieser Periode an nichts als an einer veränderten Beschaffenheit des zwischen den Spelzen verborgenen Fruchtknotens zu bemerken. Derselbe hat in der inficirten Blüthe eine mehr längliche Gestalt; die Narben sind abgestorben und eingeschrumpft; der Längsschnitt zeigt, dass der eigentliche ursprüngliche Fruchtknoten, dessen Höhlung man noch deutlich erkennt, den oberen Theil des Körpers einnimmt, und der darunter befindliche Theil aus einem weissen, weichen Pilzgewebe besteht, welches an der Basis des Fruchtknotens sich entwickelt und durch sein Wachsthum denselben emporgehoben hat. Der Fruchtknoten sammt seinen Narben verkümmert und wird unkenntlich. Der Pilzkörper stellt ein conidienbildendes Stroma dar (*Sphacelia segetum*, LÉV.); seine Oberfläche zeigt viele gehirnartig gewundene Furchen, und allen Erhebungen und Einsenkungen der Oberfläche folgend bedeckt ein sporenabschnürendes Hymenium das ganze Stroma. Die ovalen einzelligen Sporen werden unter reicher Secretion einer klebrigen, süssschmeckenden Flüssigkeit abgeschieden. Letztere, durch die zahllosen, in ihr suspendirten Sporen milchig getrübt, quillt eine Zeit lang zwischen den Spelzen hervor, rinnt in grossen Tropfen ab; sie stellt den sogen. Honigthau im Getreide dar, welcher das erste äusserlich auffallende Symptom der vorhandenen Krankheit ist. Nach einiger Zeit ist die Sporenbildung der *Sphacelia* beendigt und der Pilz tritt jetzt in dasjenige Entwicklungsstadium, welches durch die Bildung des Mutterkornes bezeichnet ist. Das Mutterkorn stellt das Sclerotium des Pilzes dar, d. h. einen zur Ueberwinterung bestimmten vegetativen Ruhezustand. Es entwickelt sich aus der

Basis der *Sphacelia* durch Umwandlung des Gewebes derselben: die Hyphen vermehren und verflechten sich auf das innigste zu einem festen, pseudoparenchymatischen Gewebe von rundlich polygonalen Zellen, welche ohne Zwischenräume zusammenhängen und mit ölreichem Inhalt versehen sind; die Membranen der oberflächlichen Zellen färben sich dunkelviolett, während das innere Gewebe farblos bleibt. Dieses Sclerotium wächst an seiner in der Blüthe sitzenden Basis, indem dort das Gewebe weich, gleichförmig und fortbildungsfähig bleibt, und erreicht dadurch allmählich seine definitive Grösse; eine Zeit lang trägt es die vertrockneten Reste der *Sphacelia* wie ein bräunliches Mützchen auf seinem Scheitel. Von einem normalen Korn ist in einer solchen Blüthe in der Regel keine Spur zu sehen, wie nach dem Vorhergehenden sich von selbst versteht. In seltenen Fällen, wahrscheinlich bei später und langsamer Entwicklung des Pilzes gewinnt der Fruchtknoten einen Vorsprung und entwickelt sich zu einem kleinen Korn, welches dann auf der Spitze der *Sphacelia* und endlich des Mutterkornes sich befindet, woraus deutlich hervorgeht, dass Mutterkorn und Roggenfrucht auch genetisch verschiedene Dinge sind. In einem Weizen, der stark am Steinbrand litt, fand ich sogar eine Combination von Mutterkorn und Brandkorn: auf der Spitze des ersteren sass das letztere.

Das reife Mutterkorn fällt zur Zeit der Ernte leicht aus den Spelzen heraus und gelangt theils in den Boden, theils in die ausgedroschenen Körner; mit dem Saatgut kann es später wieder auf den Ackerboden gebracht werden. Auch im letzteren Falle, also bei trockener Aufbewahrung, behält es seine Keimfähigkeit wenigstens bis zum nächsten Frühjahre. Wenn es auf feuchtem Boden liegt, so entwickeln sich auf ihm gegen das Frühjahr, bei zeitiger Aussaat schon im Herbst, die eigenthümlichen gestielt kopfförmigen, purpurrothen Fruchtkörper mit den Perithecien, welche TULASNE[1]) zuerst als Organe des Mutterkornpilzes erkannte. Wie DURIEU[2]) und KÜHN[3]) nachgewiesen haben, entsteht, wenn die Ascosporen der oben erwähnten Pilzfrüchte in junge Getreideblüthen gelangen, aus ihnen der Mutterkornpilz von neuem. Es ergiebt sich daraus, dass immer von den aus dem Vorjahre stammenden Mutterkörnern die neue Pilzinvasion in der bezeichneten Weise ihren Ausgang nimmt. Die Maassregeln um das Mutterkorn zu verhüten, ergeben sich daraus von selbst. In dieser Beziehung wären auch die wildwachsenden Gräser zu berücksichtigen, wie namentlich die auf den Feldrainen häufigen *Lolium perenne* und *Triticum repens*, die oft massenhaft Mutterkorn tragen, woraus sich wol die Thatsache erklären möchte, dass an den Rändern der Getreidefelder das Mutterkorn oft stärker auftritt als tiefer im Innern des Feldes. Es ist indessen noch nicht entschieden, ob alle grasbewohnenden Mutterkornpilze zu einer und derselben Species gehören. Die auf *Phragmites* und *Molinia* vorkommenden hat man sogar als *Claviceps microcephala*, TUL., wegen der kleinen Köpfchen ihres Perithecienstroma specifisch getrennt. Durch die Sporen der *Sphacelia* wird der Mutterkornpilz unmittelbar von Pflanze zu Pflanze verbreitet; KÜHN (l. c.) hat durch Uebertragung solcher Sporen in gesunde Blüthen die Krankheit in diesen hervorrufen können. Es ist kaum zweifelhaft, dass viel Mutterkorn durch diese secundäre Verbreitung des Pilzes entsteht. Sehr oft trägt eine Aehre mehr als ein Sclerotium, und es stehen oft deren mehrere gerade übereinander, was offenbar von einer Ansteckung durch den

---

[1]) Ann. des sc. nat. 3. sér. T. XX. pag. 56.

[2]) Vergl. TULASNE, Selecta Fung. Carpol. I. pag. 144.

[3]) Mittheil. aus d. phys. Laborat. d. landw. Inst. d. Univers. Halle, 1863.

herabrinnenden Honigthau der darüberstehenden Blüthen herrührt. Durch Fliegen und andere Insekten, die dem süssen Safte nachgehen, besonders aber durch Regen und Thau und durch die Bewegungen im Winde werden diese Sporen von Aehre zu Aehre verbreitet. Auf den spät entwickelten und spät blühenden Halmen kommt das Mutterkorn gewöhnlich sehr reichlich vor, offenbar weil sich zuletzt die Ansteckung allein auf diese concentrirt.

Kapitel 6.
Die Brandkrankheiten.

Die Entwicklung der Brandpilze auf ihren Nährpflanzen charakterisirt sich als eine Krankheit der letzteren, die man als Brand bezeichnet. Die Brandpilze oder Ustilagineen machen eine eigene Familie aus mit folgenden Merkmalen. Es sind endophyte Parasiten mit einem deutlich entwickelten Mycelium, dessen feine, verzweigte Fäden meist sowol zwischen, als auch in den Zellen der Nährpflanze wachsen, und in gewissen Organen der letzteren zur Sporenbildung gelangen. Die letztere geschieht mit wenigen Ausnahmen im Inneren der befallenen Gewebe, und endigt gewöhnlich mit einem vollständigen Zerfall des Pflanzentheiles, wobei fast nichts übrig bleibt als eine grosse Menge schwarzer oder schwarzbrauner, fein staubartiger Masse, die ganz aus den Sporen des Brandpilzes besteht. In den Pflanzentheilen, welche auf diese Weise zerstört werden, gelangt zunächst das Mycelium zu kräftiger Entwicklung, wodurch gewöhnlich das Gewebe mit Ausnahme der festeren Theile der Zellmembranen verdrängt wird, und der Pilz sich an dessen Stelle entwickelt. Zahlreiche Zweige dieser Myceliumfäden nehmen dann die Beschaffenheit der sporenbildenden Fäden an: sie schwellen an und bekommen gallertartig aufgequollene Membranen; ihre Enden bilden daher eine oder mehrere perlschnurförmig hinter einander liegende kugelige Anschwellungen. Der aus dichtem Protoplasma bestehende Inhalt jedes dieser Glieder umgiebt sich nun mit einer neuen Zellmembran und wird dadurch zur jungen, anfangs noch farblosen Spore. In diesem Zustande, der gewöhnlich noch in die jugendliche Entwicklungsperiode der Pflanzentheile fällt, hat die von den Hautgeweben eingeschlossene Pilzmasse eine farblose, weiche, gallertartige Beschaffenheit. Dieselbe färbt sich allmählich dunkel, indem die zahllosen, jungen Sporen, aus denen sie jetzt hauptsächlich besteht, sich weiter ausbilden, und die Membranen derselben ihre eigenthümliche Farbe annehmen. Gleichzeitig wird die gallertartige Membran der sporenbildenden Fäden durch Verschleimung immer mehr gelockert und aufgelöst und verschwindet endlich gleich den übrigen Theilen der Fäden, so dass die Sporen sich isoliren und allein übrig bleiben. Dann ist aus der farblosen, gallertartigen Pilzmasse die dunkele, trockene, fein staubartige Brandmasse geworden, die anfänglich noch von den Hautgeweben umschlossen ist. Bei vielen Brandkrankheiten zerreissen letztere zeitig, und der Pflanzentheil scheint dann ganz in Brandpulver zerfallen. Wenige Ustilagineen bilden ihre Sporen äusserlich auf der Oberfläche des Pflanzentheiles; in diesem Falle treten die Fäden über die Epidermis hervor, um auf derselben sich zu ähnlichen Complexen sporenbildender Fäden zu entwickeln. Nach der verschiedenen Beschaffenheit der Sporen und nach dem Auftreten auf verschiedenen Nährpflanzen unterscheidet man die Brandpilze in Arten, denen somit eben so viele Brandkrankheiten entsprechen.

Die Wirkung der Ustilagineen auf ihre Nährpflanzen ist bei jeder Art dieser Parasiten eine bestimmte. Im Allgemeinen tritt der krankhaft verändernde Einfluss nur an denjenigen Organen der Nährpflanze hervor, in denen der Pilz seine Sporen bildet. Dies ist am auffälligsten da, wo die Sporenbildung auf die Blüthen oder Früchte beschränkt ist: hier entwickelt sich die Nährpflanze, obwol sie das Mycelium des Pilzes, wenigstens in ihrem Stengel enthält, in allen Theilen und während der ganzen Periode bis zum Erscheinen der Blüthen oder Früchte meist normal und gesund. Diejenigen Organe, in denen die Sporenbildung erfolgt, werden in der oben besprochenen Weise frühzeitig und meist ohne vorhergegangene wesentliche Veränderung ihrer Gestalt, unmittelbar zerstört. Je nachdem dies den Stengel, die grünen Blätter, den Blüthenstand, einzelne Blüthentheile oder die Früchte betrifft, ist die Erscheinung der brandkranken Pflanze eine sehr verschiedene. Manche Brandpilze bewirken an den Theilen, in denen sie die Sporen bilden, bevor sie dieselben zerstören, eine Hypertrophie (pag. 475): diese Theile werden übermässig ernährt und vergrössert, bisweilen in colossalen Dimensionen und unter Missbildungen, die je nach den Einzelfällen wieder sehr verschieden sind. Gewöhnlich nimmt dann der Pilz mit seinen sporenbildenden Fäden von dem grössten Theile des hypertrophirten Organes Besitz, so dass dieses endlich auch in Brandmasse zerfällt.

Mit dem Zeitpunkte, in welchem der kranke Pflanzentheil in Brandmasse zu zerfallen beginnt, haben auch die Sporen ihre Keimfähigkeit erreicht. Sie behalten dieselbe auch, trocken aufbewahrt, ziemlich lange; nach HOFFMANN[1]) sind diejenigen von *Ustilago Carbo* nach 31 Monaten, die von *U. destruens* nach 3½ Jahren, die von *U. maydis* und *Tilletia caries* nach 2 Jahren noch keimfähig; jedoch ist immer ihre Keimfähigkeit im ersten Jahre nach der Reife am grössten. Die Keimung erfolgt auf jeder feuchten Unterlage, oft schon einen oder wenige Tage nach Eintritt der Keimungsbedingungen. Findet die Keimung nicht auf einer geeigneten Nährpflanze statt, in welche der Keimschlauch eindringen kann, so entwickelt sich letzterer zu einem sogen. Promycelium: ein kürzerer oder längerer, meist einfacher, bisweilen mit mehreren Querwänden versehener Faden, der sich mehr oder weniger vom Substrat erhebt, ziemlich bald sein Längenwachsthum einstellt und an seiner Spitze oder Seite Zellen abschnürt, welche ebenfalls farblose Membran haben und den grössten Theil des Protoplasma des Promyceliums aufnehmen. Sie werden Sporidien genannt; die Art ihrer Bildung und ihre Form ist eins der wichtigsten Merkmale, nach welchem die Ustilagineen - Gattungen unterschieden werden. Die Sporidien lösen sich vom Promycelium ab und stellen eine zweite Generation von Keimen dar, denn sie können, auf feuchte Unterlage gelangt, sogleich wieder einen Keimschlauch treiben, der mitunter wieder secundäre Sporidien abschnürt.

Für eine Reihe von Brandpilzen ist es sicher nachgewiesen, und daher für die übrigen mit aller Wahrscheinlichkeit anzunehmen, dass die Keimschläuche der Sporen oder der Sporidien in eine ihnen geeignete Nährpflanze eindringen und in derselben wiederum zu einem Mycelium sich entwickeln können, welches schliesslich wieder Sporen bildet, also die Brandkrankheit hervorbringt. Auf jeder anderen Unterlage geht die Entwicklung des Pilzes nicht über die Promycelium- und Sporidienbildungen hinaus; die letzteren sterben endlich vollständig und ausnahmslos ab, wenn nicht binnen einer gewissen Zeit die geeignete

[1]) PRINGSHEIM's Jahrbuch f. wiss. Bot. II., pag. 267.

Nährpflanze sich darbietet. Ist letzteres der Fall, so dringt der Keimschlauch in dieselbe ein, indem er mit seiner Spitze durch die Membran einer Epidermiszelle sich einbohrt und von hier aus in das darunter liegende Gewebe wächst, um sich hier als Mycelium weiter zu bilden. Diese und die folgenden Thatsachen sind durch die Untersuchungen, die KÜHN[1]) mit *Tilletia caries*, HOFFMANN[2]) mit *Ustilago carbo* und WOLFF[3]) ausser diesen beiden mit *Ustilago destruens*, *U. maydis*, *Urocystis occulta* u. a. angestellt hat, ermittelt worden. Soweit diese Erfahrungen bis jetzt reichen, dringen aber die Keimschläuche immer nur in die junge Nährpflanze und nur an einem bestimmten Organe in dieselbe ein: weiter ausgebildeten und erwachsenen Pflanzen sind die Keime der Brandpilze ungefährlich. Bei denjenigen der eben genannten Arten, welche in Blüthentheilen ihre Sporen bilden, also bis in diese Theile gelangen müssen, dringen die Keimschläuche am leichtesten am Wurzel- und ersten Stengelknoten und dem dazwischen liegenden Stengelgliede der Keimpflanzen der betreffenden Getreidearten ein. Von dort aus wächst das Mycelium im jungen Halme nach dem Blüthenstande aufwärts. Dieser Weg ist sehr kurz, denn das Eindringen geschieht in derjenigen Entwicklungsperiode, wo die Getreidepflanze den Halm noch nicht gestreckt hat, der letztere also noch so kurz ist, dass die junge Anlage des Blüthenstandes tief zwischen den unteren Blättern sich befindet. Diejenigen Ustilagineen aber, welche in den Blättern ihre Sporen bilden, wie *Urocystis occulta*, lassen ihre Keimschläuche vornehmlich durch das erste Scheidenblatt des jungen Getreidepflänzchens eindringen; dabei gelangt das Mycelium ebenfalls auf dem kürzesten Wege nach dem Orte der Fructification, indem es quer durch das Blatt und in die inneren von jenem umhüllten jungen Blätter hinüberwächst.

Auch die Erfolge der Infectionsversuche im Grossen, bei denen man die Samen mit keimfähigen Brandpilzsporen gemengt aussäet, beweisen unzweideutig, dass der Brand durch diese Keime wieder erzeugt wird. Solche Versuche hat schon GLEICHEN[4]) 1781 mit Erfolg angestellt, neuerdings sind sie vielfach wiederholt worden.[5]) KÜHN zählte z. B. von Rispenhirse, die mit *Ustilago destruens* inficirt worden war, auf je 100 Pflanzen durchschnittlich 98 brandige. GLEICHEN besäete z. B. 3 Parcellen mit Weizenkörnern; auf der einen, wo die Körner mit Brandstaub vermengt gesäet waren, wurden 178 gute und 166 brandige Aehren, auf der anderen, wo die Körner rein, aber nass gesäet waren, 340 gute, 3 brandige und auf der dritten, wo die Körner rein und trocken gesäet waren, 300 gute und 3 brandige Aehren erhalten. Für die Keimung der Sporen, die Entwicklung des Promyceliums und der Sporidien, sowie das Eindringen der Keimschläuche in die Nährpflanze ist aber dauernde Feuchtigkeit eine Hauptbedingung. Auf trockener Unterlage und in trockener Luft findet keine Keimung statt, und wenn sie schon begonnen hat, so wird sie durch Eintritt von Trockenheit unterbrochen. Versuche im Kleinen zeigen eine überraschend reichliche und üppige Entwicklung der Keimlinge der Sporen in einer mit Wasserdampf geschwängerten Luft. Damit stimmt die Erfahrung überein, dass das Auftreten des Brandes durch gewisse äussere Verhältnisse begünstigt wird, und alle diese lassen sich auf anhaltende grössere Feuchtigkeit zurückführen.

---

[1]) Krankheiten der Culturgewächse. Berlin 1859.

[2]) KARSTEN's bot. Untersuchungen. 1866. pag. 206.

[3]) Bot. Zeitg. 1873. No. 42—44.

[4]) Auserlesene mikroskopische Entdeckungen etc. Nürnberg 1781. pag. 46 ff.

[5]) Vergl. KÜHN, Sitzungsber. d. naturf. Gesellsch. Halle, 24. Januar 1874.

Die Maassregeln zur Verhütung der Brandkrankheiten müssen sich hiernach vor allen Dingen gegen die Sporen der Brandpilze richten. Nach Obigem kann Brand nur entstehen, wenn in der aufgekeimten Saat entwicklungsfähige Keime des der betreffenden Brandkrankheit eigenthümlichen Parasiten vorhanden, und die äusseren Bedingungen der Entwicklung derselben gegeben sind. Es ist klar, dass es sich hier hauptsächlich um diejenigen Sporen handelt, welche mit dem Saatgut eingeschleppt werden, welches von Feldern stammt, auf denen der Brand war. Ganz besonders gilt dies von denjenigen Ustilagineen, deren Sporen im Innern der geschlossen bleibenden Körner enthalten sind, weil diese mit geerntet und ausgedroschen werden, also vorzüglich vom Steinbrand des Weizens. Aber auch Sporen solcher Ustilagineen, deren Brandmasse auf dem Felde frei verfliegt, werden unfehlbar in Menge an allen Theilen der Getreidepflanzen festgehalten und gelangen so auch mit unter die geernteten Körner. Solche Sporen sind für ihre Weiterentwickelung in der günstigsten Lage, denn sie werden mit den Körnern trocken aufbewahrt, behalten also ihre Keimkraft, und da sie mit den Körnern zugleich ausgesäet werden, so befinden sie sich in der unmittelbarsten Nähe einer keimenden Nährpflanze, in welche ihre Keimschläuche eindringen müssen. Um diese Keime unschädlich zu machen, giebt es kein anderes Mittel, als die Behandlung des Saatgutes mit einer Beize, welche die Keimfähigkeit der Sporen vernichtet, ohne den Körnern selbst zu schaden. Als solche hat sich Kupfervitriol bewährt (nach KÜHN's Recept ½ Kilo Vitriol auf 5 Berliner Scheffel Körner in Wasser gelöst, welches 12—16 Stunden lang handhoch über den Körnern stehen gelassen wird). — Stroh von brandigen Feldern, wenn es mit dem Stalldünger bald wieder auf den Acker zurückkehrt, könnte leicht noch entwicklungsfähige Keime enthalten. Auf solcher Unterlage können, wie ich beobachtete, die Promycelien und Sporidien wenigstens mehrere Wochen vegetiren, ehe sie aus Mangel an der geeigneten Nährpflanze völlig absterben. — Die vor und bei der Ernte in den Ackerboden ausfallenden Brandpilzsporen, werden, weil sie sogleich unter die Bedingungen der Keimung gelangen, in Ermangelung einer geeigneten Nährpflanze jedenfalls verdorben sein, ehe wieder eine neue Getreidesaat auf demselben Acker aufgeht. Nur die geschlossenen Brandkörner des Weizensteinbrandes könnten hiervon eine Ausnahme machen; man findet oft noch spät im Jahre auf den Stoppelfeldern von der Ernte zurückgebliebene Brandkörner; sie müssen längere Zeit auf dem Boden liegen, bis ihre Schale verwest ist und die Sporen in Freiheit gesetzt werden.

Gegenwärtig sind gegen 140 Ustilagineen bekannt auf ungefähr 300 Nährpflanzen, an denen jede eine eigene Brandkrankheit erzeugt; doch ist die specifische Abgrenzung dieser Formen nicht durchgängig frei von Zweifeln. Die Aufzählung einzelner Brandkrankheiten muss sich hier selbstverständlich auf einige der wichtigeren beschränken.

I. In Blüthentheilen fructificirende und diese zerstörende Ustilagineen.

1. Der ganze Blüthenstand wird zerstört und zerfällt in Brandmasse. Hierher gehören viele auf Gramineen, zumal Getreidearten schädliche Brandpilze, besonders der Staubbrand, Flugbrand oder Russbrand (*Ustilago Carbo*, TUL.) auf allen angebauten Arten von Weizen, Gerste und Hafer, auf *Arrhenatherum elatius*, *Avena pubescens* etc., durch kugelrunde, 0,007—0,008 Millim. im Durchmesser grosse Sporen mit glattem, braunen Episporium charakterisirt; ferner der Hirsebrand (*Ustilago destruens*, DUBY) auf *Panicum miliaceum*, mit 0,009—0,012 Millim. grossen, undeutlich netzförmig gezeichneten Sporen. Der Maisbrand oder Beulenbrand (*Ustilago Maydis*, LÉV.) entwickelt sich in den Seitentrieben der Maispflanzen, an denen die Kolben entstehen und hat zur Folge, dass dieselben zu einer unförmigen, bis kinder-

kopfgrossen Beule auswachsen, die aus dem verunstalteten Kolben und dessen umhüllenden Scheiden besteht und in deren Geweben die Sporen als eine schwarze Brandmasse entstehen, in welche zuletzt die Beule zerfällt. Die Sporen sind kugelig, 0,009 bis 0,01 Millim. im Durchmesser und mit fein stacheligem Episporium versehen. Ferner giebt es eine *Ustilago Reiliana*, KÜHN., auf *Sorghum vulgare* und in den männlichen Rispen des Mais, etc. — Das ganze Blüthenköpfchen mit Ausnahme der Hüllblätter zerstört bei einigen Compositen (besonders *Tragopogon pratensis*) die *Ustilago receptaculorum*, FR.

2. Die Brandmasse bildet sich nur innerhalb der geschlossen bleibenden Früchte, bei übrigens unverändertem Blüthenstande. Die wichtigste hierhergehörige Krankheit ist der Steinbrand, Schmierbrand oder geschlossene Brand des Weizens (*Tilletia Caries*, TUL.). Gewöhnlich sind sämmtliche Körner einer Aehre brandig. Das Brandkorn ist von mehr kugeliger Gestalt, hat graubraune, dünne, leicht zerdrückbare Schale, ist leichter als die gesunden Körner und enthält nur schwarze, anfangs schmierige, später trockene Brandmasse, die durch ihren häringslackeartigen Geruch sich auszeichnet. Die Sporen sind kugelrund, durchschnittlich 0,018 Millim. im Durchmesser, das Episporium blassbraun, mit stark ausgebildeten netzförmigen Verdickungen. — Ein mit diesem ganz übereinstimmender, nur durch glattes Episporium unterschiedener Schmarotzer des Weizens ist *Tilletia laevis*, KÜHN. — In derselben Weise erscheinen *Tilletia contraversa*, KÜHN, auf *Triticum repens*, *Tilletia secalis*, KÜHN, der Kornbrand, auf dem Roggen, *Tilletia sphaerococca* auf *Agrostis vulgaris* und anderen Arten, die dann gewöhnlich zwerghaft bleiben (»*Agrostis pumila*, L.«), *Ustilago Crameri*, KCKE. in den Körnern der *Setaria italica*, *Ustilago Tulasnei*, KÜHN) in denjenigen des *Sorghum vulgare*. — Etwas abweichend verhält sich *Ustilago urceolorum*, TUL., auf verschiedenen *Carex*-Arten insofern als die Sporen auf der Oberfläche des Fruchtknotens gebildet werden, der dann als verdickter, schwarzer Körper den Utriculus sprengt.

3. Die Brandmasse entsteht nur innerhalb der Antheren. Derartige Ustilagineen sind mehrere bekannt; so *Ustilago antherarum*, FR., welche in den Antheren verschiedener Caryophyllaceen, wie *Saponaria officinalis*, *Silene natans*, *Lychnis diurna* etc., *Dianthus deltoides*, *Stellaria graminea* etc. ein lilafarbenes Sporenpulver bildet; ferner *Ustilago flosculorum*, dessen blassviolette Sporen in den Antheren der *Knautia arvensis* entstehen. *Ustilago Vaillantii*, TUL., erfüllt die Staubbeutel von *Scilla bifolia* und *maritima* und von *Muscari comosum* mit olivenbraunem Pulver.

II. In Blättern und Stengeln fructificirende und diese zerstörende Ustilagineen.

1. Die Brandmasse entsteht in inneren Geweben, wodurch diese aufgelöst werden, der Pflanzentheil innerlich zerstört wird. Hier ist als wichtigste Brandkrankheit zu nennen der Roggenstengelbrand (*Urocystis occulta*, RABENH.). Die Blattscheiden und Halmglieder des Roggens bekommen schon vor der Blüthezeit lange, anfangs graue, schwielenförmige Streifen, die sehr bald aufbrechen und im Innern schwarzes Brandpulver enthalten, worauf der Halm zusammenbricht und die Aehre, die selbst meist nicht brandig ist, jedoch bisweilen auch in den Spelzen Sporen enthält, nicht weiter entwickelt wird und vertrocknet. In den brandigen Streifen der Halme und Blattscheiden ist das Parenchym zerstört und Sporenmassen sind an dessen Stelle getreten. Die Sporen sind bei dieser Gattung zusammengesetzte Körper, aus 1 oder 2 grossen, dunkelbraunen centralen Zellen und einer grösseren Anzahl kleiner, peripherischen, farblosen Zellchen bestehend, durchschnittlich 0,024 Millim. im Durchmesser. — *Ustilago longissima*, LÉV., bildet sein olivenbraunes Brandpulver in den Blättern von *Glyceria spectabilis* und *fluitans* in langen parallelen Streifen, welche bald aufplatzen, wodurch die Blätter zerschlitzt werden. Die kugeligen, 0,0025—0,0026 Millim. grossen Sporen haben ein glattes, sehr blassgefärbtes Episporium. In ähnlicher Weise treten an Gräsern noch viele andere Arten auf; in den Blättern von *Colchicum autumnale* die *Urocystis Colchici*, RABENH, und in den Zwiebeln von *Allium Cepa* eine *Urocystis Cepulae*, FROST, welche in Nord-Amerika sehr schädlich ist, jetzt auch in Europa sich gezeigt hat.

2. Die Brandmasse entsteht auf der Oberfläche des Pflanzentheiles. Wenn *Triticum repens* und andere Gräser von *Ustilago hypodytes*, FR., befallen werden, so erscheint nur die Oberfläche der Halmglieder, desgleichen die Innenseite der Blattscheiden mit schwarzer Brandmasse bedeckt, weil die sporenbildenden Fäden sich auswendig entwickeln. Das Letztere ist auch

der Fall bei *Sorosporium Saponariae*, RUD., auf *Saponaria officinalis*, Arten von *Dianthus*, *Silene*, *Lychnis*, *Gypsophila* und *Cerastium arvense*. In den noch geschlossenen Blüthenknospen bildet der Pilz auf der Oberfläche aller Blüthentheile mit Ausnahme der Aussenseite des Kelches die Sporen in Form eines blass röthlichbraunen Pulvers. Bei *Cerastium* sind es die ganzen noch nicht blühenden Triebspitzen, an denen dies geschieht, und die dabei zu einer angeschwollenen runden Blätterknospe deformirt sind, indem die Internodien verkürzt bleiben, die Laubblätter und Deckblätter kürzer, aber viel breiter, eiförmig und zugleich dicker werden und die Blüthenbildung vereitelt wird. Das Mycelium wuchert durch die Epidermis der genannten Theile nach aussen, entwickelt sich auf denselben zu einem anfangs farblosen, dicken, weichen Pilzkörper, in welchem sich die für die Gattung charakteristischen aus vielen einander gleichen Zellen zusammengesetzten Sporenknäuel bilden, und welcher darnach gallertartig erweicht und endlich bis auf die Sporenmassen schwindet. Der Schmarotzer ist auch deshalb besonders bemerkenswerth, weil sein Mycelium nach DE BARY in der Nährpflanze perennirt und alljährlich den Brand in den befallenen Pflanzen erzeugt.

Es giebt einige mit den Ustilagineen nächst verwandte Parasiten, die aber, besonders weil sie meist farblose und weniger massenhaft auftretende Sporen besitzen, Krankheitserscheinungen veranlassen, welche von den eigentlichen Brandkrankheiten abweichen. Die Arten von *Entyloma* leben in begrenzten Blattstellen, welche meist zu bleichen, buckel- oder schwielenförmigen Auftreibungen werden, deren Gewebe den Pilz in den Intercellulargängen wachsend und fructificirend enthält. In derselben Weise vegetirt *Protomyces macrosporus* in schwielenförmigen Geschwülsten an den Stengeln, Blattstielen, Blattrippen etc. von *Aegopodium Podagraria* und einiger anderer Umbelliferen. *Melanotaenium endogenum*, de BY, auf *Galium Mollugo* hat zur Folge, dass die Internodien kurz bleiben und sich verdicken, die Knoten anschwellen, die Blätter kurz, dick und bleich werden und keine Blüthen gebildet werden. Die Knoten, die Streifen der Internodien und die Blattrippen erhalten bläulichschwarze Farbe durch die in ihnen sich bildenden Sporen.

Kapitel 7.
Rostkrankheiten.

Eine andere, ausschliesslich aus pflanzenbewohnenden Parasiten bestehende Abtheilung der Pilze ist die der Rostpilze (Uredineen oder Aecidiaceen). Ihr Vorkommen auf der Nährpflanze zeigt sich unter Krankheitserscheinungen, auf welche allgemein die Bezeichnung Rost angewendet werden darf, wenngleich dieser Ausdruck sich ursprünglich nur auf bestimmte einzelne Rostpilze, insbesondere die getreidebewohnenden bezieht. Die Uredineen sind endophyte Parasiten mit einem aus septirten und verzweigten, meist zwischen den Zellen der Nährpflanze wachsenden Mycelium, welches bald den ganzen oberirdischen Pflanzenkörper, bald nur gewisse Theile desselben durchzieht, und von welchem Fruchtkörperchen gebildet werden, deren Beschaffenheit das hauptsächlichste Charakteristicum der Uredineen und der Rostkrankheiten ist: es sind meist kleine flache Sporenlager von bestimmter oder unbestimmter Form, welche unmittelbar unter der Epidermis oder in derselben, also immer an der Oberfläche des Pflanzentheiles, sich bilden und daher wie ein wegen des Gefärbtseins der Sporen farbiger Ausschlag hervorbrechen. Dieselben werden gebildet, indem vom Mycelium aus eine Menge Pilzfäden an gewissen Stellen unter der Epidermis zusammentreffen und sich zu einem Pilzlager verflechten, an

dessen nach auswärts gekehrter Seite in einer Schicht dicht beisammen stehend die Sporen abgeschnürt werden auf je einer kurzen Basidie. Je nach dei gelben, orangegelben, rostrothen, braunen oder schwarzen Farbe der Sporen hat der Rostausschlag entsprechende Färbung und je nachdem die Sporen die Epidermis durchbrechen und leicht sich ablösen oder in oder unter derselben festsitzen, stellt er bald staubige Häufchen, bald eine mit der Pflanzensubstanz verschmolzene Kruste dar. Dadurch wird das verschiedene Aussehen des Rostes bedingt. Diese Verhältnisse und namentlich die Beschaffenheit der Sporen geben die Merkmale der einzelnen Uredineengattungen sowie der verschiedenen Generationen, welche die Entwicklung mancher Rostpilze durchläuft. Der Generationswechsel, der bei den Uredineen in der ausgeprägtesten Weise entwickelt ist, ist für die Krankheitsgeschichte der einzelnen Rostarten von hervorragender Bedeutung, weil die in regelmässiger Succession sich folgenden Generationen differente Rostformen an den Pflanzen darstellen, die bald an einer und derselben Nährspecies zur Entwicklung kommen (autöcisch), bald ihren Wirth wechseln (heteröcisch); im letzteren Falle gehören Rostkrankheiten zweier sehr verschiedener Pflanzen dem Entwicklungsgange eines und desselben Parasiten an, mit anderen Worten: der Rost der einen Pflanze erzeugt denjenigen der anderen. Ein allgemein zutreffendes Schema dieses Generationswechsels lässt sich nicht geben, vielmehr verhalten sich die einzelnen Uredineen hierin sehr verschieden, und von manchen darf es als gewiss gelten, dass sie nicht generationswechselnd sind, sondern immer nur eine einzige Art von Sporen entwickeln, durch welche ihre Fortpflanzung erfolgt. Die auf den Entwicklungsgang und die einzelnen Generationen der Uredineen bezüglichen Bezeichnungen: Uredo- oder Stylosporen, Teleutosporen, deren Keimungsprodukt das Promycelium mit den Sporidien darstellt, und Aecidium-Generation muss hier als aus dem auf die Pilze bezüglichen Theile der Encyklopädie bekannt angenommen werden.

Die pathologischen Wirkungen, welche die Uredineen hervorbringen, sind zweierlei Art. Entweder ist es die oben als Auszehrung bezeichnete (pag. 474), indem der Pflanzentheil in der vom Mycelium befallenen Ausdehnung Veränderung der grünen Farbe in Gelb und vorzeitiges Verwelken und Absterben erleidet. In der unmittelbaren Umgebung der Sporenhäufchen treten diese Symptome am frühesten und stärksten auf, denn hier ist das Mycelium am reichlichsten entwickelt, auch tragen die Verletzungen, welche die Epidermis durch die hervorbrechenden Sporenhäufchen erleidet, dazu wahrscheinlich mit bei. Auch sind die einzelnen Rostpilzarten in dieser Wirkung ungleich heftig. Die andere Art der Einwirkung ist eine Hypertrophie (pag. 475): die Zellen des befallenen Gewebes wachsen stärker und vermehren sich durch Theilung, erfüllen sich dabei wol auch noch überdies ungewöhnlich reich mit Stärkekörnern, die neues Material zu weiterem Wachsthum liefern. Der Pflanzentheil erhält dadurch eine abnorme Gestalt, die je nach den einzelnen Fällen von grösster Mannigfaltigkeit sein kann: bald ist nur ein einzelnes Organ oder ein Theil eines solchen zu einer durch Anschwellung des Gewebes entstandenen localen Missbildung von unbestimmter, wechselnder Form und Grösse geworden, bald handelt es sich um einen Spross, der in seiner Totalität eine regelmässige, bestimmt charakterisirte Formwandlung erleidet, durch die er einen fremdartigen Habitus annimmt. Der Pilz reift seine Sporen zu der Zeit, wo die von ihm hervorgerufene Deformation den Höhepunkt ihrer Entwicklung erreicht hat und in voller Lebensthätigkeit sich befindet. Wenn er aber dann zu leben aufhört, so stirbt mit ihm

auch der ihn bergende Theil der Nährpflanze, mögen dies nun begrenzte, hypertrophische Stellen eines Blattes, mag es ein Blüthenstand oder eine Frucht, mag es ein ganzer Spross sein etc. Also sind auch in diesem Falle die vom Schmarotzer bewohnten Organe dem Dienste ihrer Pflanze entzogen, sie verderben vorzeitig und ohne ihre normalen Functionen verrichtet zu haben. Bisweilen handelt es sich um einen Pflanzentheil von vieljähriger Dauer, welcher durch einen Rostpilz deformirt wird und in welchem das Mycelium desselben perennirt, so dass auch die Deformation Jahre hindurch sich fortbildet (Krebs und Hexenbesen der Weisstanne).

Maassregeln zur Verhütung der Rostkrankheiten werden hiernach sein: möglichste Beseitigung der Sporen, also derjenigen Pflanzentheile, auf welchen diese sich gebildet haben, was insbesondere von den Teleutosporen gilt, weil in dieser Form die Uredineen überwintern; zweitens Fernhaltung derjenigen Nährpflanzen, auf welchen bei Heteröcie die eine Generation sich entwickeln muss; endlich in der Behandlung des Bodens, in der Auswahl der Lage, in der Methode der Cultur Ergreifung aller derjenigen Maassregeln, welche ein Uebermaass von Feuchtigkeit in und über dem Boden, soweit als möglich und zulässig ist, verhüten. Die näheren Vorschriften haben sich selbstverständlich nach den besonderen Verhältnissen, die bei den einzelnen Rostkrankheiten in Betracht kommen, zu richten.

1. Puccinia.

Diejenigen Rostpilze, deren Teleutosporen unterhalb der Epidermis sich bilden, aus zwei übereinander stehenden, mit braunem Episporium versehenen Zellen und einem mehr oder minder deutlichen, farblosen Stiel bestehen und in schwarzen oder braunen Häufchen oder Krusten auftreten, gehören in die vorgenannte Gattung. Lebensweise, Entwicklungsgang und Generationsverhältnisse sind bei den einzelnen der zahlreichen hierher gehörigen Arten so verschieden, dass die Krankheitsgeschichten bei den einzelnen Rosten sehr ungleich sind.

A. Heteröcische generationswechselnde Puccinien. Diese Gruppe umfasst die Roste der Gramineen und Cyperaceen. Als Beispiel dieser Krankheiten sei hier genannt:

Der Gras- oder Getreiderost. Von dieser allbekannten und gefürchteten Krankheit müssen wenigstens drei wohldifferente Arten unterschieden werden, deren genauere Kenntniss, besonders was den Generationswechsel anlangt wir DE BARY[1]) verdanken. a) *Puccinia graminis*, PERS., der gewöhnlichste Rost an unserem Getreide, nämlich Roggen, Weizen, Gerste und Hafer, ausserdem an zahlreichen Gräsern, besonders häufig an *Triticum repens*, *Lolium perenne*, *Dactylis glomerata*, *Agrostis vulgaris*. Der Parasit siedelt sich in allen grünen Theilen seiner Nährpflanze an, am reichlichsten an den Blattflächen und Scheiden. Zuerst erscheinen die Häufchen der Uredosporen: meist in grosser Zahl über die Oberseite, bisweilen auch über die Unterseite des Blattes zerstreute, längliche bis strichförmige, den Nerven parallele, rostrothe, staubige Häufchen, welche durch die Epidermis hervorbrechen (Fig. 29). Um diese Häufchen bildet sich in der Blattsubstanz ein schmaler, gelber oder missfarbiger Hof, der das Absterben des Gewebes an dieser Stelle anzeigt. Oder das umgebende Gewebe erhält sich auch wol lange grün, und nur die von den Sporenhäufchen eingenommenen Stellen selbst haben erkranktes Gewebe. Sind alle Blätter befallen zu einer Zeit, wo die Pflanze der Thätigkeit derselben noch bedarf, so ist eine kümmerliche Entwicklung der Aehre und der Körner die Folge. Je später und in je schwächerem Grade jenes geschieht, desto weniger wird der Körnerertrag beeinträchtigt. Aber der Pilz selbst kann auch bis in die Infloreseenz sich verbreiten, auf deren Theilen, besonders Spelzen, sich dann Rostausschlag bildet, was noch viel mehr zu einem Missrathen der Körner beiträgt. Die

[1]) Neue Untersuchungen über Uredineen. Monatsber. d. Berl. Akad. 1865 und 19. April 1866. — Recherches sur les champignons parasites. Ann. sc. nat. 4. sér. T. XX.

Uredosporen dieser Species haben länglichrunde oder elliptische Gestalt, sind ungefähr 0,036 Millim. lang, 0,018 Millim. breit; die Keimporen befinden sich auf der Mitte der längeren Seiten *(Uredo linearis,* PERS.). Durch diese Sporen geschieht die sofortige Verbreitung des Pilzes und der Krankheit von Pflanze zu Pflanze. Dieselben keimen auf feuchter Unterlage nach wenigen Stunden, ihre Keimschläuche dringen durch die Spaltöffnungen wieder in Getreideblätter ein und entwickeln sich darin zu einem neuen Mycelium, welches wieder dieselbe Uredo hervorbringt. Dies kann mehrere Generationen hindurch sich wiederholen, die Vermehrung erfolgt also in geometrischer Progression. Das Umsichgreifen des Rostes, wenn er einmal zum Ausbruch gekommen ist, wird daraus hinlänglich erklärlich. Späterhin, wenn die Sporenbildung in den Uredohäufchen nachlässt, brechen die schwarzen, strichförmigen Häufchen der Teleutosporen durch die Epidermis hervor; manche bilden sich an derselben Stelle, wo ein Uredoräschen stand, so dass nach dem Verschwinden der rothen Sporen an derselben Stelle die Teleutosporen erscheinen (Fig. 29 C). Beim Getreide stehen die meisten schwarzen Sporenhäufchen auf den untersten Blattscheiden und Halmgliedern, so dass nach der Ernte die Mehrzahl derselben auf der Stoppel zurückbleibt. Bei niedrigeren Gräsern, deren dürre Halme über Winter stehen bleiben, sind sie gleichmässiger, selbst bis in die Achre verbreitet (z. B. bei *Triticum repens.* Die Teleutosporen sind von ungefähr verkehrt eiförmiger Gestalt, mit ziemlich regelmässig rund gewölbtem Scheitel und einem Stiel ungefähr von der Länge der Spore (Fig. 29 D). Die Teleutosporen keimen nach Ueberwinterung auf den Pflanzenresten, auf denen sie festsitzen. Ihr Keimungsprodukt ist das Promycelium mit seinen Sporidien. Letztere setzen nun die Entwicklung des Pilzes fort, indem sie das zu demselben gehörige Aecidium erzeugen. Nach DE BARY ist dieses das auf den Blättern und jungen Früchten der Berberize im Frühlinge häufige *Aecidium Berberidis,* welches auf rothen, fleischigen, durch Gewebehypertrophie entstehenden Polstern zahlreiche orangegelbe Becherchen in Gesellschaft von Spermogonien bildet. Die Aecidiumsporen, welche sofort keimfähig sind, lassen, wenn sie auf Getreideblätter gelangen, ihre Keimschläuche in diese eindringen, woraus sich hier wieder der Getreiderost entwickelt.

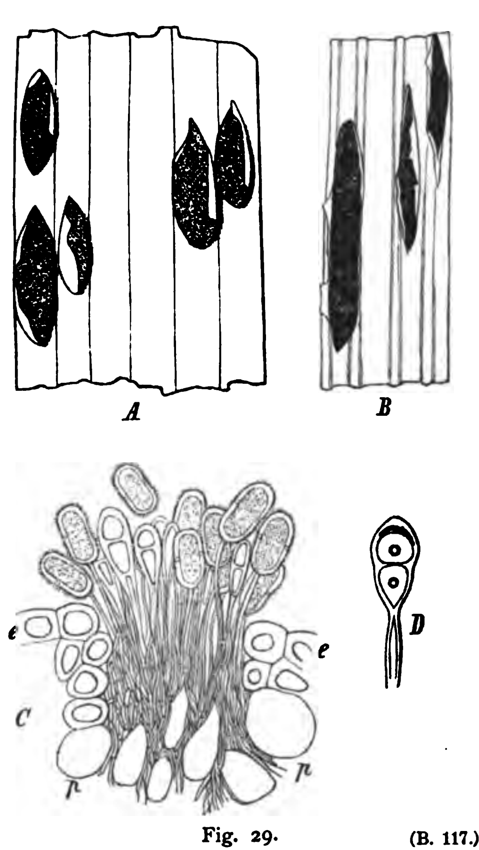
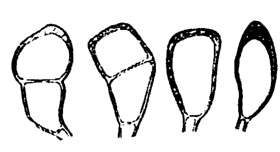


Fig. 29. (B. 117.)

Der gemeine Getreiderost *(Puccinia graminis,* PERS.). A Ein Stückchen Roggenblatt mit mehreren hervorbrechenden, rothen Häufchen von Uredosporen. Schwach vergrössert. B Ein Stückchen Roggenblattscheide mit mehreren hervorbrechenden schwarzen Teleutosporenhäufchen. Schwach vergrössert. C Durchschnitt durch ein Sporenhäufchen, zeigt die Abschnürung der Uredosporen. In der Mitte sind bereits einige junge Teleutosporen zu sehen, welche später allein das Häufchen bilden. ee Epidermis; pp Parenchymzellen, zwischen denen die Fäden des Pilzmyceliums, welche gegen das Sporenlager hin laufen. 200fach vergrössert. D Eine Teleutospore aus den reifen Häufchen in B. 300fach vergr.

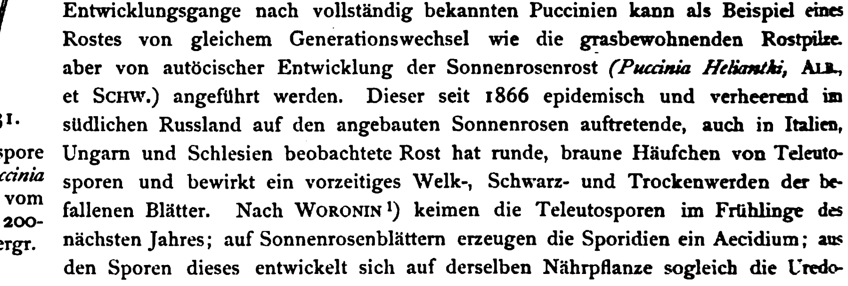
Alle diese Thatsachen sind durch direkte Beobachtung bei Uebertragung der Sporen auf die betreffenden Nährpflanzen festgestellt worden. b) *Puccinia striaeformis,* WESTEND. *(P. straminis,* FUCKEL) auf Roggen, Weizen und Gerste, sowie auf wildwachsenden Gräsern, sehr häufig auf *Bromus mollis,* vom vorigen Rost unterschieden durch ziemlich genau kugelrunde Uredosporen, welche in kleineren, minder gestreckten Häufchen sich bilden, durch die ebenso kleinen und

dauernd von der Epidermis bedeckt bleibenden, daher mehr wie schwarzgraue Flecken des Blattes erscheinenden Teleutosporenlager und besonders durch die Form der Teleutosporen, welche sehr kurz gestielt und am Scheitel nicht gerundet, sondern sehr unregelmässig bald breit abgestutzt, bald zugespitzt sind (Fig. 30). Das hierzu gehörige Aecidium ist nach DE BARY das *Aecidium asperifolii,* PERS., auf den Blättern vieler Asperifoliaceen, besonders von *Anchusa officinalis*, *Borago officinalis*, *Lycopsis arvensis* etc. c) *Puccinia coronata,* CORDA, unter dem Getreide vielleicht auf den Hafer beschränkt, ausserdem auf vielen anderen Gramineen, wie *Holcus lanatus*, *Aira caespitosa*, *Calamagrostis epigeios* etc. Der Uredozustand stimmt ziemlich mit dem des vorigen Pilzes überein, die Teleutosporen bleiben ebenfalls von der Epidermis überzogen, sind ebenfalls sehr kurz gestielt, ungefähr keulenförmig, am Scheitel mit einer Krone aus mehreren zacken- oder dornförmigen Fortsetzen der Sporenmembran versehen (Fig. 31). Zu diesem Rost gehört wiederum nach DE BARY's Versuchen das *Aecidium Rhamni,* PERS., auf Blättern, jungen Zweigen und Blüthentheilen von *Rhamnus cathartica* und *Rh. Frangula.* — Wenn das gräserbewohnende Mycelium dieser Pilze in den Wintersaaten oder in perennirenden Gramineen überwintern könnte, so würde die Aecidiumgeneration nicht nothwendig sein, um den Rost alljährlich auf den Gramineen zu erzeugen. Positiv nachgewiesen ist das aber nur von *Puccinia striaeformis,* während es bei *P. graminis* nicht der Fall zu sein scheint. — Auf anderen Gramineen und auf Cyperaceen giebt es wieder andere Puccinien, von denen zum Theil ebenfalls wirthwechselnde Aecidien bekannt sind.



(B. 118.) Fig. 30.

Teleutosporen von *Puccinia striaeformis* von zweizeiliger Gerste; einige einzellig, ohne Querwand. 200fach vergr.



(B. 119.) Fig. 31.

Teleutospore von *Puccinia coronata* vom Hafer. 200-fach vergr.

B. Autöcische generationswechselnde Puccinien. Unter den ihrem Entwicklungsgange nach vollständig bekannten Puccinien kann als Beispiel eines Rostes von gleichem Generationswechsel wie die grasbewohnenden Rostpilze. aber von autöcischer Entwicklung der Sonnenrosenrost *(Puccinia Helianthi,* ALB., et SCHW.) angeführt werden. Dieser seit 1866 epidemisch und verheerend im südlichen Russland auf den angebauten Sonnenrosen auftretende, auch in Italien, Ungarn und Schlesien beobachtete Rost hat runde, braune Häufchen von Teleutosporen und bewirkt ein vorzeitiges Welk-, Schwarz- und Trockenwerden der befallenen Blätter. Nach WORONIN[1]) keimen die Teleutosporen im Frühlinge des nächsten Jahres; auf Sonnenrosenblättern erzeugen die Sporidien ein Aecidium; aus den Sporen dieses entwickelt sich auf derselben Nährpflanze sogleich die Uredo- und Teleutosporengeneration. Ob dieser Rost mit *Puccinia discoidearum,* LINK, auf *Artemisia* und *Tanacetum* identisch oder eine Culturvarietät desselben ist, ist noch unentschieden.

Eine andere Form eines autöcischen Generationswechsels zeigt die auch wegen der eigenthümlichen Erkrankung, die sie an der Ackerdistel veranlasst, bemerkenswerthe *Puccinia suaveolens* (PERS.). Nach ROSTRUP[2]) perennirt das Mycelium in den unterirdischen Theilen der Disteln und dringt von hier aus in die jungen oberirdischen Sprosse. Es bildet hier ausser Uredo und Spermogonien nur wenige Teleutosporen. Aus den Uredosporen, welche rasch keimen, entwickelt sich im Juli eine zweite Generation, aber nur auf solchen Exemplaren, die von der ersten Generation nicht befallen sind und die dann auch ihre normale Entwicklung vollenden, indem in ihnen das Mycelium nur fleckenweis an den Blättern auftritt und nur wenige eiförmige, braune Uredosporen und eine Menge Teleutosporen bildet. Diese zweite Form stimmt mit der *Puccinia Compositarum,* SCHLECHTEND., überein, die auf verschiedenen *Cirsium*-Arten und anderen Compositen vorkommt. Diese letzteren Formen sind daher vielleicht nur Generationen der *Puccinia suaveolens.*

C. Puccinien ohne Generationswechsel. Hier läuft die ganze Entwicklung des Rostpilzes nur unter Bildung von Teleutosporen ab, die hier in runden, erhaben warzenförmigen,

---

[1]) Bot. Zeitg. 1872, No. 38 u. 39, und 1875, pag. 340.

[2]) Verhandl. d. scandinav. elften Naturforscher-Versammlung zu Kopenhagen 1873. Vergl. Bot. Zeitg. 1874, pag. 556.

braunen Polsterchen sich bilden und unmittelbar nach der Reife keimfähig sind, so dass durch sie auch schon in demselben Jahre die Vermehrung des Pilzes bewirkt wird. Als ein Rostpilz, von welchem diese Entwicklung nachgewiesen ist, kann der Rost der Malven, *Puccinia Malvacearum*, MONT., auf *Malva sylvestris*, *Althaea officinalis* und *rosea* gelten,[1]) welcher in Chile einheimisch ist, 1873 plötzlich in Europa erschien und gegenwärtig über Europa ostwärts wandert. In dieselbe Kategorie gehört auch *Puccinia Caryophyllearum*, WALLR., auf verschiedenen Alsineen und Sileneen.

2. Uromyces.

Diese Gattung ist von *Puccinia* nur durch die einzelligen, meist sehr kurzgestielten Teleutosporen verschieden. Die meisten hierher gehörigen Roste sind autöcisch, wie der Rost der Runkelrüben, *Uromyces Betae*, TUL., von welchem KÜHN[2]) nachgewiesen hat, dass im Frühjahr die von den Teleutosporen stammenden Sporidien in den Runkelrübenblättern das Aecidium erzeugen und durch die Aecidiensporen auf derselben Nährpflanze der eigentliche aus Uredo und Teleutosporen bestehende Rost hervorgebracht wird. Den gleichen Entwicklungsgang des Pilzes hat de BARY[3]) bezüglich des Rostes der Papilionaceen constatirt, von welchem gegenwärtig eine Reihe von *Uromyces*-Arten, durch Merkmale der Teleutosporen untereinander abweichend, unterschieden werden.[4])

Von besonderem pathologischem Interesse sind die Veränderungen, welche das Aecidium *Euphorbiae*, PERS., auf *Euphorbia Cyparissias* hervorbringt. Das Mycelium durchzieht einen ganzen oberirdischen Spross und zwar schon von dessen Jugendzustande an. Derselbe entwickelt sich in Folge dessen in einer ganz abweichenden Form, die kaum noch an die Wolfsmilch erinnert. Diese Sprosse bilden niemals Blüthen, sondern sind bis zur Spitze mit Blättern besetzt, gewöhnlich erreichen sie die Höhe der normalen nicht ganz, wachsen gerade aufrecht, völlig unverzweigt; die Blattstellung ist unverändert, aber die Blätter sind statt genau lineal, schmal und langgestreckt kaum vom dritten Theil der normalen Länge und länglichrund oder eirund. Die deformirten Blätter sind auf der Unterseite mit den orangerothen Aecidienbecherchen besetzt. Die ersten Blätter solcher Sprosse sind gewöhnlich noch annähernd normal; es folgen dann die abnormen, von denen die zuerst erscheinenden gewöhnlich nur mit zahlreichen, gelbbraunen, punktförmigen Spermogonien unterseits bedeckt sind, welche einen süsslichen Duft verbreiten; darauf kommen bis zur Spitze lauter aecidientragende Blätter. Der Spross schliesst in dieser Form ab, selten wächst seine Endknospe später unter Bildung normaler Blätter weiter. Diese kranken Sprosse haben wohlgebildetes Chlorophyll; die Stengel und die Blattoberseiten sehen grün aus, und alle Organe sind vollkommen lebensthätig; aber bald nachdem die Sporen gereift sind, sterben diese Sprosse ab. In ganz ähnlicher Form tritt *Uromyces scutellatus*, LÉV., auf *Euphorbia Cyparissias* und einigen verwandten Arten auf: die befallenen Triebe sind oberwärts ebenso mit lauter eirunden, kurzen Blättern besetzt, aus deren Unterseite runde, braune, staubige Häufchen von Teleutosporen hervorbrechen. Nach de BARY's[5]) Angaben würde das Aecidium ein selbständiger, nicht generationswechselnder Parasit sein, dessen Sporen sogleich nach der Reife keimfähig nach Art von Teleutosporen ein sporidientragendes Promycelium bilden und aus dessen Sporidien sich ein Mycelium in der Wolfsmilch entwickelt, das nach Jahresfrist wiederum Spermogonien und Aecidien bildet. Dagegen hat neuerdings SCHRÖTER[6]) mitgetheilt, dass es ihm gelungen sei, aus den Sporen des Aecidiums der Wolfsmilch auf Erbsen, *Vicia Cracca* und *Lathyrus pratensis* den Uredozustand des *Uromyces Pisi* zu erzeugen.

---

[1]) Vergl. MAGNUS, Bot. Zeitg. 1874, pag. 329, und REESS, Sitzungsber. d. phys.-medic. Soc. Erlangen, 13. Juli 1874.

[2]) Zeitschr. des landw. Centralver. d. Prov. Sachsen, 1869, Nr. 2.

[3]) Ann. sc. nat. 4. sèr. T. XX.

[4]) Vergl. SCHRÖTER in Hedwigia 1875, pag. 161.

[5]) Morphologie und Physiologie der Pilze etc., pag. 188.

[6]) Hedwigia 1875, pag. 98.

Ausserdem giebt es noch mehrere Uredineengattungen, von denen man nur Uredo- und Teleutosporen kennt, die auf einer und derselben Nährpflanze einander folgen. So die Arten von *Phragmidium* mit gestielten, durch Querscheidewände vielzelligen Teleutosporen, welche einen Rost auf Rosen, Brombeer- und Himbeersträuchern, Potentillen etc. bilden; die Arten von *Melampsora*, deren Teleutosporen sich in Form parenchymatischer Lager unterhalb, beziehendlich innerhalb der Epidermis bilden, den Rost auf *Linum*, *Euphorbia*, *Salix*, *Populus* etc. erzeugend, die Arten von *Cronartium* mit Teleutosporen, die zu einem säulenförmigen Körper verwachsen sind, etc.

3. Gymnosporangium und der Gitterrost der Kernobstgehölze.

An den lebenden Stämmen und Aesten von Coniferen, besonders der *Juniperus*-Arten, kommt ein Rost vor, *Gymnosporangium*, DC. oder *Podisoma*, Link, dessen 2—4 Centim. lange, 1—2 Centim. dicke, stumpf kegelförmige, gelbe bis braune, bei Feuchtigkeit gallertartige Fruchtkörper meist zu vielen beisammenstehend aus der Rinde hervorbrechen. Diese Auswüchse bestehen aus zahlreichen, durch Gallerte zusammengehaltenen, farblosen, einzelligen, von der Basis gegen die Oberfläche hingerichteten Fäden; dies sind die Stiele der zweizelligen orangefarbenen Sporen, die auf den Enden derselben stehen und daher zumeist an der Oberfläche sich befinden. Die im Frühjahr erscheinenden Sporenhäufchen verschleimen nach einiger Zeit mehr oder weniger vollständig, indem die Aufquellung der Stiele fortschreitet, verschwinden endlich und hinterlassen helle, von der aufgeborstenen Rinde umsäumte Narben. An denselben Stellen, wo die Fruchtkörper stehen, findet man das Mycelium des Pilzes im Innern der Rinde, die Zellen derselben umspinnend. Nach Cramer[1]) perennirt das Mycelium des *Gymnosporangium fuscum* in den einmal ergriffenen Stellen der Aeste der *Juniperus Sabina* und breitet sich weiter aus; schon Anfang November werden die für das nächste Jahr bestimmten Teleutosporenlager angelegt. Die von dem Parasiten befallenen Stellen der Aeste sind immer mehr oder minder angeschwollen. Diese Hypertrophie erstreckt sich nach Cramer nicht bloss auf die Rinde, sondern auch auf das Holz, obwol in dieses sowenig wie in das Cambium Pilzfäden eindringen. Trotzdem dass die älteren Geschwülste oberflächlich von den Narben der alten Sporenlager aufgerissen sind, bekleidet selbst an den dicksten Geschwülsten noch eine zusammenhängende, tiefere Rindeschicht das Cambium, und der Holzkörper ist intact. Aus diesem Grunde und weil der Parasit die grünen Theile verschont, leiden die Pflanzen unter dieser Krankheit verhältnissmässig wenig.

Mit diesen Pilzen im Generationswechsel stehen Aecidiengenerationen, welche verschiedene Kernobstgehölze bewohnen und früher mit dem Gattungsnamen *Roestelia*, Rebet., Gitterrost, bezeichnet wurden. Sie veranlassen an der Unterseite der Blätter und an jungen Früchten orangegelbe bis karminrothe, polsterartig verdickte Flecken, welche wie bei den echten Aecidien aus einer Hypertrophie des Mesophylls hervorgehen, indem die Zellen desselben sich vermehren, das Chlorophyll verlieren und sich reichlich mit Stärkemehl erfüllen. Aus diesen Polstern brechen die Spermogonien und die Rösteliafrüchte hervor. Letztere haben wie die echten Aecidien eine Peridie, welche gewöhnlich unterhalb der Spitze mit zahlreichen Längsspalten gitterartig sich öffnet, und

---

[1]) Ueber den Gitterrost der Birnbäume. Solothurn 1876. pag. 7.

bilden die Sporen nach Aecidienart durch kettenförmige Abschnürung. Die kranken Blattstellen erscheinen im Frühjahre, bald nachdem das *Gymnosporangium* fructificirt hat, und erreichen gegen Ende Juli ihre volle Grösse, worauf das Blatt ein kränkliches Aussehen und mehr gelbliche Farbe annimmt. Die Folge ist bei starkem Auftreten des Pilzes, besonders bei den Birnbäumen, dass das Obst vorzeitig abfällt. Bei mehrjährig wiederholter Pilzentwicklung kann nach CRAMER der Baum gänzlich absterben. Dass die Sporen des *Gymnosporangium* Teleutosporen sind und nach Art solcher mit Promycelium keimen, hat TULASNE[1]) erkannt, und OERSTED[2]) hat nachgewiesen, dass aus den Sporidien dieser Pilze, wenn sie auf die Blätter von Pomaceen gesäet werden, hier der Gitterrost als Aecidiumgeneration des Pilzes sich entwickelt. Dieser Nachweis ist bezüglich aller drei Arten dieses Rostes geliefert worden. Dagegen ist noch nichts beobachtet worden bezüglich der Wiederentwicklung des *Gymnosporangium* aus den Sporen der Rostelien.

Wir unterscheiden 1. *Gymnosporangium fuscum*, DC. (*Podisoma fuscum*, CORDA), auf *Juniperus Sabina, virginiana, oxycedrus, phoenicea*, zu welchem der Gitterrost der Birnbäume (*Roestelia cancellata*, REBENT.) gehört. Die Peridien sind bis 3 Millim. lang und öffnen sich mit Längsspalten gitterartig unter dem mützenartig ganzbleibenden Scheitel. Die Beobachtungen, die im Grossen über die Beziehungen dieser Krankheit zu dem Vorkommen der Sadebäume von OERSTED und besonders von CRAMER in der Schweiz angestellt worden sind, wo diese Conifere zur Herstellung von Hecken viel benutzt wird, weisen überzeugend auf den Zusammenhang des Gitterrostes mit dem Pilze auf *Juniperus* hin. 2. *Gymnosporangium clavariaeforme*, DC., auf *Juniperus communis*, dessen Aecidium der Apfelrost (*Roestelia penicillata*, FR.) ist. Dieser findet sich ausser auf Apfelbäumen auch auf *Mespilus germanica, Sorbus chamaemespilus, Sorbus Aria* und auf den *Crataegus*-Arten. Er bildet langhalsige, bis 6 Millim. lange, von der Spitze bis mehr oder weniger weit gegen die Basis in Fasern zerreissende Peridien. 3. *Gymnosporangium conicum*, DC., ebenfalls auf *Juniperus communis*, erzeugt den Ebereschenrost (*Roestelia cornuta*, EHRH.) auf *Sorbus Aucuparia* und *torminalis*, sowie auf *Aronia rotundifolia*. Hier sind die langhalsigen Peridien oft hornförmig gekrümmt und zerreissen nur an der Spitze.

4. Chrysomyxa abietis.

Der in der Ueberschrift genannte Pilz ist die Ursache der unter dem Namen Fichtennadelrost oder Gelbfleckigkeit der Fichtennadeln, wol auch Gelbsucht der Fichten bekannten Krankheit. An den diesjährigen Nadeln bilden sich von Ende Juni an, wenn dieselben noch weich sind, in der ganzen Breite der Nadel strohgelbe Ringe oder Querbinden. Der übrige Theil der Nadel behält die grüne Farbe, und in diesem Zustande bleiben die Nadeln an den Zweigen bis zum folgenden Frühjahr. In den gelben Flecken wird schon im October oder November ein Teleutosporenlager angelegt; aber erst im Mai erreicht es seine Ausbildung: auf den nun zweijährigen kranken Nadeln brechen auf der Unterseite an den gelben Flecken linienförmige, fest mit der Unterlage verwachsene, orangerothe Polster hervor. Sie bilden sich unter der Epidermis und der subepidermalen dickwandigen Zellschicht und durchbrechen beide. Das Parenchym

---

1) Ann. sc. nat. 4. sér. T. II. 1854.

2) Bot. Zeitg. 1865, pag. 291 und 1867, pag. 222.

der kranken Stellen ist reichlich durchwuchert von den verästelten, septirten und gelbe Oeltropfen führenden Myceliumfäden; diese treffen unter den Sporenlagern zahlreich zusammen und verflechten sich; aus diesem Geflecht erheben sich die cylindrischen, büschelförmig verzweigten und durch Querscheidewände in mehrere übereinanderstehende Zellen getheilten, orangegelbes Oel im Protoplasma enthaltenden Teleutosporen. Nach erlangter Reife keimen dieselben noch auf den am Zweige stehenden Blättern unter Bildung eines Promycelium mit Sporidien, und nach der Keimung vertrockenen die Teleutosporenlager, aber auch die kranken Nadeln werden jetzt dürr und fallen ab. In diesem Verlust einjähriger Nadeln liegt der schädliche Charakter der Krankheit. Nach REESS[1]) ist der Pilz nicht generationswechselnd; seine Sporidien erzeugen in jungen Fichtennadeln ein neues Teleutosporen bildendes Mycelium.

5. Aecidienformen.

Wir stellen hier eine Reihe von Pflanzenkrankheiten zusammen, welche durch Rostpilze in Aecidienformen verursacht werden, deren zugehörige, wahrscheinlich heteröcische Teleutosporengeneration meist noch nicht bekannt sind und deren Entstehung daher meist noch in Dunkel gehüllt ist.

1. *Peridermium Pini*, WALLR., (*Aecidium Pini*, PERS.). Dieser Parasit lebt in zwei Formen auf zweierlei Theilen der Kiefer. Der die Aeste und Zweige bewohnende Pilz (*Peridermium Pini a. corticola*) hat zahlreiche, neben einander stehende, 3—6 Millim. grosse, blasenförmige, gelblichweisse Peridien, welche das orangegelbe Sporenpulver enthalten und auf ihren Basidien die Sporen zu 20 und mehr in einer Reihe tragen. Diese Früchte brechen aus der Borke hervor, die dadurch rissig und rauh wird und gewöhnlich bald Harzergüsse austreten lässt. Nach R. HARTIG[2]) zeigt sich der Blasenrost fructificirend gewöhnlich an den wenigjährigen Zweigen jüngerer Kiefern, und solche Zweige sterben bald ab; junge Pflanzen können dadurch bald zu Grunde gehen. In älteren Kiefernbeständen wird der mit dem Namen Krebs, Räude oder Brand der Kiefer oder als Kienpest oder Kienzopf bezeichnete Krankheitszustand ebenfalls durch das Mycelium dieses Pilzes veranlasst, welches im Bastkörper intercellular zwischen den Parenchymzellen und den Siebröhren wächst und zahlreiche Haustorien in's Innere der Zellen sendet. Durch die Markstrahlen gelangen die Myceliumfäden auch in den Holzkörper; hier ist ein Verkienen des Holzes, zum Theil eine Zerstörung der Harzkanäle und ein Ausfliessen des Terpenthins nach Aussen die Folge. Bildung von Jahresringen unterbleibt an solchen Stellen und der Ast oder Stamm wächst nur noch an derjenigen Seite in die Dicke, welche vom Pilze nicht ergriffen ist. Endlich kann das Mycelium und die Krankheit den Stamm in seinem ganzen Umfange umklammern, worüber oft ein Zeitraum von 50 und mehr Jahren vergeht. Dann stirbt der über der krebsigen Stelle liegende, jetzt Zopf genannte Stammtheil ab. Die andere, auf den Kiefernnadeln wachsende Form des Blasenrostes, welche kleinere Peridien bildet und deren Mycel im Mesophyll wuchert, hat nur den Verlust der befallenen Nadeln zur Folge. Nach WOLFF[3]) ist dieser Pilz die Aecidiumgeneration des auf den als Waldunkräuter auftretenden *Senecio*-Arten häufigen rothen Rostes *Coleosporium Senecionis*; es ist Demselben gelungen, durch Aussaat der Sporen von *Peridermium* auf die Blätter dieser Kräuter den genannten Rost zu erzeugen.

2. *Aecidium elatinum*, ALB. et SCHW., (*Peridermium elatinum*, KZE. et SCHM.). Dieser die Weisstannen bewohnende Rostpilz verursacht nach DE BARY'S[4]) Untersuchungen den Hexen-

[1]) Bot. Zeitg. 1865, Nr. 51 u. 52, und besonders: Rostpilzformen der deutschen Coniferen in Abh. d. naturf. Ges. Halle, XI. Bd., pag. 80.

[2]) Bot. Zeitg. 1873, pag. 355, und besonders: Wichtige Krankheiten der Waldbäume. Berlin 1874.

[3]) Bot. Zeitg. 1874, und besonders Landwirth. Jahrb. 1877, pag. 723 ff.

[4]) Bot. Zeitg. 1867, No. 33.

besen und den Krebs oder Rindenkrebs der Weisstanne. Die Hexenbesen stimmen mit dem gleichnamigen, aber durch andere Ursachen veranlassten Bildungsabweichungen (vgl. pag. 351) anderer Bäume in der vermehrten Bildung von Sprossen überein. Sie wachsen senkrecht aufwärts und sehen aus wie kleine, dem Baume aufgewachsene, selbständige Bäumchen oder Büsche. Ihre Nadeln stehen um den Spross zerstreut und abstehend und viele bringen aus ihren Achseln ebenfalls abstehend gerichtete Zweige mit wiederum ringsum zerstreuten Nadeln. Auch die Nadeln sind abweichend gebildet: kürzer und relativ breiter, meist gelbgrün gefärbt. Auf ihrer Unterseite brechen die Aecidienfrüchte in zwei parallelen Reihen hervor als niedrige, gelbweisse Becher, welche orangegelbe Sporen enthalten. An der oberen Seite der aecidientragenden Nadeln befinden sich die Mündungen kleiner Spermogonien als orangefarbene Pünktchen. Die Nadeln und sämmtliche Achsen des Hexenbesens sind von den farblosen, septirten und mit Haustorien in die Zellen eindringenden Mycelfäden durchwuchert. Die Hexenbesen können bis zu 20 Jahren alt werden; das Mycelium perennirt in ihnen und wächst im Frühjahr in die neuen Triebe und Nadeln derselben hinein, um wieder zu fructificiren. — Der Krebs der Weisstanne bildet meist an älteren Stämmen ringsum tonnenförmige Anschwellungen mit stark rissiger Rinde, über welchen der Stamm meist etwas dicker als darunter ist. Die Jahresschichten des Holzkörpers haben hier sowol unter einander, als auch jede einzelne an verschiedenen Stellen ungleiche Dicke; stellenweis unterbleibt die Holzbildung ganz, der Holzkörper wird dadurch gefurcht und die Lücke durch Rindegewebe ausgefüllt. Der Verlauf der Holzfasern ist daselbst unregelmässig geschlängelt, maserartig. In der Rinde findet eine starke Vermehrung der Zellen des Rinde- und Bastparenchyms statt, welche in radialen Reihen stehen. Damit hängt ein vielfaches Bersten der Rinde an der Oberfläche zusammen. Dies kann bis zur Entblössung des Holzkörpers fortschreiten. Letzterer wird an diesen Stellen mehr oder minder morsch; daher an krebsigen Stellen leicht Windbruch stattfindet. In den Krebsgeschwülsten findet sich stets ein Mycelium, dessen Fäden zwischen den Zellen des hypertrophirten Rinde- und Bastgewebes wachsen und auch in die Cambiumschicht und, wiewol spärlicher, in das Holz eindringen. Das Mycelium ist demjenigen in den Hexenbesen gleich, fructificirt aber an den Krebsstellen nicht. Dass die Pilze beider Krankheiten specifisch identisch sind, geht daraus hervor, dass an der Basis jedes Hexenbesens eine kleine Krebsgeschwulst vorhanden ist, dass bisweilen auch an älteren Krebsstellen Hexenbesen sitzen, und dass, wo dieses der Fall ist, die Mycelien beider Theile mit einander im Zusammenhange stehen. Die zu diesem Aecidium gehörige Teleutosporengeneration ist bis jetzt unbekannt.

3. Zwei auf die einzelne Nadel beschränkte, aber durch die Entblätterung, die sie verursachen, schädliche Rostpilze sind das Tannennadeläcidium (*Aecidium columnare*, ALB. et SCHW.) auf den Weisstannen und das Fichtennadeläcidium (*Aecidium abietinum*, ALB. et SCHW.) auf den Fichten, letzteres besonders in den Alpen an der oberen Grenze des Fichtengürtels.[1])

4. *Caeoma pinitorquum*, A. BR., die Ursache der Kieferndrehkrankheit, befällt junge Kiefernsämlinge von 1- bis 10jährigem Alter. Die orangegelben, dem Gattungscharakter entsprechend peridienlosen, ausgebreiteten Fruchtlager brechen immer aus den jungen Trieben im Juni hervor und veranlassen deren Absterben, wenn sie in der ganzen Peripherie des Zweiges sich gebildet haben oder nur eine Biegung, wenn sie einseitig an dem Zweige entstanden sind. Keimpflanzen und wenigjährige Kiefern gehen meist durch den Pilz zu Grunde. Der Generationswechsel ist noch nicht aufgeklärt.

5. *Caeoma Laricis*, R. HARTIG, der Lärchennadelrost, befällt nur die Nadeln der Lärche, mit kleinen gelben Sporenhäufchen aus denselben hervorbrechend und rasches Gelbwerden und Verderben der Nadeln bewirkend. Auch von ihm ist noch keine Teleutosporenform bekannt.

---

[1]) DE BARY hat jüngst (Bot. Zeitg. 1879) gezeigt, dass das Fichtenäcidium im Generationswechsel steht mit einem auf den Alpenrosen, desgl. auf *Ledum palustre* vorkommenden Roste, den SCHRÖTER als *Coleosporium Ledi* bezeichnet hatte und den DE BARY *Chrysomyxa Rhododendri* nennt.

Kapitel 8.

Die durch Hymenomyceten verursachten Krankheiten.

I. Exobasidium.

Diese Gattung ist durch ihren Parasitismus auf Blättern, Stengeln und Wurzeln und mehr noch durch die von allen übrigen Hymenomyceten abweichende, sehr einfache Fruchtbildung charakterisirt, indem sie keinen eigentlichen Fruchtkörper, sondern eine blosse Hymeniumschicht besitzt, welche in der Epidermis der Nährpflanze gebildet wird und aus dieser hervortritt. Dieselbe besteht aus typischen Hymenomyceten-Basidien, die am Scheitel auf 4 feinen Aestchen (Sterigmen) eben so viele Sporen abschnüren. Das Mycelium ist im Parenchym der befallenen Theile verbreitet, die dadurch zu Gallen deformirt werden. So bringt *Exobasidium Vaccinii*, WORON., auf den Blättern von *Vaccinium Vitis idaea*, *Myrtillus* und *uliginosum* grosse, fleischige, weisse Anschwellungen hervor, welche durch eine Hypertrophie des Parenchyms zu Stande kommen.[1]) *Exobasidium Rhododendri*, FUCKEL, verursacht auf den Blättern der Alpenrosen *(Rhododendron ferrugineum)* Galläpfeln ähnliche, rothwangige, parenchymatöse Auswüchse. *Exobasidium Lauri*, GEYLER, schmarotzt in den sogen. Luftwurzeln von *Laurus canariensis*, d. s. am Stamme entspringende, elenngeweihähnliche, bräunlichgelbe Auswüchse, die nach GEYLER's[2]) Vermuthung nicht Wurzeln, sondern durch den Pilz verbildete Schösslinge des Stammes sein könnten.

II. Die grösseren, auf Bäumen schmarotzenden Schwämme.

An Stämmen und Aesten, sowie an Stöcken oder Wurzeln lebender Bäume wachsen, wie allbekannt, sehr häufig grössere Schwämme, ähnlich denen, die auf Waldboden vegetiren. Dabei zeigen sich gewöhnlich die Partien des Baumes, aus denen sie hervorbrechen, mehr oder weniger abgestorben. Im Volke werden diese Erscheinungen insgesammt »der Schwamm« genannt und wird nicht weiter darnach gefragt, welche Beziehung zwischen der Verderbniss der Pflanze und der Pilzentwicklung besteht. Wissenschaftlich neigte man sich bis vor nicht langer Zeit der Ansicht zu, dass diese Pilze eigentliche Saprophyten seien, die sich in Theilen des lebenden Stammes ansiedeln, nachdem dieselben aus irgend einer Ursache abgestorben sind, indem man an die zahlreichen, jenen sehr ähnlichen, auf lebloser Unterlage wachsenden Schwämme dachte, wo dieses Verhältniss unzweifelhaft ist. Durch die unten zu citirenden Arbeiten R. HARTIG's ist aber bereits für eine grosse Anzahl dieser Baumschwämme festgestellt, dass sie lebende Theile des Baumes als Parasiten befallen können, in diesen allmählich sich entwickeln und ausbreiten und dadurch erst den befallenen Theil krank machen, dessen Zersetzungserscheinungen sich dann mit der Pilzentwicklung steigern. In den durch diesen Prozess erkrankten und sogar in den abgestorbenen Theilen vermag der Pilz sich noch weiter zu ernähren, gelangt hier sogar gewöhnlich erst zur vollständigen Entwicklung der Fruchtkörper, so dass es aussieht, als sei der nun erst auffallend werdende Pilz secundär an dem in Zersetzung begriffenen Theile aufgetreten. Der Pilz ist daher allerdings nicht so streng parasitisch wie etwa die Rostpilze und die vorerwähnten Exobasidien, sondern seine Ernährungsbedingungen halten die Mitte zwischen dem parasitischen und dem saprophyten

[1]) Vergl. WORONIN, Verhandl. d. naturforsch. Ges. zu Freiburg 1867. Heft IV.

[2]) Bot. Zeitg. 1874, No. 21.

(pag. 362) Modus. Und wie Versuche gezeigt haben, kann man diese Pilze sogar auf leblosem Substrate cultiviren, auch hat man sie an den Bäumen bisweilen in Begleitung von Zersetzungserscheinungen angetroffen, die aus anderen Ursachen entstanden waren. Allein der von R. HARTIG geführte Nachweis, dass sie auch parasitisch und als primäre Krankheitserreger auftreten können und dass dieses Verhältniss in der Natur sogar das gewöhnliche ist, weist ihnen jetzt auch in der Pflanzenpathologie einen wichtigen Platz an.

Hinsichtlich der Organisation dieser Pilze sei hier nur bemerkt, dass ihre meist ansehnlichen, unter dem Namen Schwämme allgemein bekannten Fruchtkörper fast immer aus dem Substrate, den der Pilz bewohnt, hervorwachsen, auswendig an den Stämmen, Aesten oder Wurzeln erscheinen. Wir unterscheiden an ihnen immer leicht die meist durch ihre eigenthümliche Figuration ausgezeichnete, gewöhnlich die Unterseite der Körper einnehmende Partie, an welcher sich das Hymenium befindet. Nach der Gestalt dieser hymeniumtragenden Seite werden hauptsächlich die Gattungen dieser Pilze unterschieden. Im Innern des Substrates ist das Mycelium vorhanden, und sehr oft wächst es dort, ohne dass es durch die Anwesenheit von Fruchtkörpern auswendig verrathen würde, weil die Fruchtbildung bei diesen Pilzen meist spät, oft gar nicht eintritt. Man findet dann auch die durch den Pilz veranlasste Krankheit, ohne dass äusserlich ein Schwamm zu bemerken ist. Doch ist dann immer das Mycelium im Innern zu finden. Seine Fäden durchwuchern die Gewebe, besonders das Holz; aber wo es sich in inneren Lücken reichlicher entwickeln kann, wird es gewöhnlich in Form eines schimmelartigen Gewebes auffallender; bei manchen nimmt es auch die eigenthümliche Form der Rhizomorphen an, von der unten die Rede ist.

Die Wirkung dieser Pilze erweist sich immer als eine die befallenen Gewebe unmittelbar, bald langsamer, bald schneller zerstörende und tödtende, unter eigenthümlichen Zersetzungserscheinungen, aus denen je nach der Art des befallenen Organes verschiedene krankhafte Folgen für das Leben der ganzen Pflanze sich ergeben.

1. *Agaricus melleus*, VAHL. R. HARTIG[1]) hat nachgewiesen, dass das Mycelium dieses Pilzes die Ursache einer sehr verbreiteten und verderblichen Krankheit in den Nadelholzwaldungen ist, wobei einzelne Bäume, besonders zwischen dem 5jährigen und 30jährigen Alter plötzlich absterben, was in den folgenden Jahren auch mit den Nachbarpflanzen geschieht, so dass kleinere und grössere Lücken in den Beständen entstehen. Die Krankheit ist beobachtet worden an *Pinus sylvestris*, *Strobus* und *Pinaster*, *Abies excelsa* und *pectinata*, *Larix europaea*, *Chamaecyparis sphaeroidea* und *obtusa*, ferner an *Prunus avium*, *Sorbus aucuparia*, *Crataegus monogyna*, *Betula alba*, *Fagus sylvatica*.[2]) In der Nähe der Wurzeln findet sich in der Erde die für diesen Pilz charakteristische Myceliumform, welche man als *Rhizoctonia subterranea* bezeichnet. Diese wurzelähnlichen, dunkelbraunen, verzweigten Stränge umklammern hier und da die Wurzeln, dringen in deren Rinde ein und wachsen zwischen Bast und Holzkörper weiter in Gestalt mehr plattgedrückter, bandförmiger, ebenfalls brauner Rhizomorphenstränge *(Rhizomorpha*

---

[1]) Wichtige Krankheiten der Waldbäume, pag. 12 ff. und Zersetzungserscheinungen des Holzes, pag. 59. ff.

[2]) Auch die 1871 in den Cevennen und seitdem in verschiedenen anderen Gegenden Frankreichs beobachtete Wurzelkrankheit der Kastanienbäume wird von einem Pilzmycel verursacht, welches nach den von PLANCHON (Compt. rend. 1878, pag. 583 und 1879, pag. 65) gemachten Mittheilungen mit dem des *Agaricus melleus* identisch zu sein scheint.

subcorticalis, PERS., oder *Rh. fragilis*, ROTH.), welche aber auch in fächerförmig verbreitete, schneeweisse Myceliumlappen übergehen. Der im lebenden Baste der Wurzeln wachsende Pilz tödtet dieselben, und diese zeigen dann aufgesprungene Rinde und bei den Nadelhölzern meist reichlichen Harzerguss, wesshalb bei diesen Bäumen die Krankheit Harzsticken oder Erdkrebs genannt wird. Der Tod der Wurzeln führt rasch das Dürrwerden und Absterben des ganzen Baumes herbei. R. HARTIG hat aus dem Mycelium, welches in den kranken Wurzeln verbreitet ist, die hutförmigen Fruchtträger des *Agaricus melleus*, eines unter dem Namen Hallimasch bekannten essbaren Schwammes, hervorgehen sehen an *Pinus sylvestris* und *Strobus*, *Abies excelsa*, *Larix europaea*, *Prunus avium*, *Sorbus aucuparia*, *Betula alba*. Sie erscheinen am Grunde der Stämme oder an den Wurzeln der von dem Pilze getödteten Bäume und entspringen entweder von den hautartig ausgebreiteten Myceliumlappen, die zwischen den Rinderissen des Stockes oder der oberflächlich streichenden Wurzeln hervorkommen oder aus den Rhizomorphensträngen, welche von den Wurzeln aus die Erde durchziehen. Von der *Rhizomorpha subcorticalis* aus dringen auch Myceliumfäden in den Holzkörper, theils durch die Markstrahlen, theils unmittelbar die Holzfasern durchbohrend, und bewirken eine Zersetzung des Holzes, die durch eine Bräunung angezeigt wird, welche als feine, dunkele Linie immer tiefer in das Innere des Holzes vorrückt. Der zwischen der braunen Linie und der Oberfläche liegende Theil des Holzkörpers ist schmutziggelb, sehr weich und mürbe. Die Mycelfäden bohren hier sowol horizontale als auch lothrechte Kanäle in den Wandungen der Holzzellen, welche dabei Cellulosereaction annehmen und sich endlich auflösen, indem sie von innen nach aussen allmählich dünner werden. Die dunkele Grenzlinie wird veranlasst durch sich braun färbendes Mycelium, dessen Hyphen hier blasenförmige Anschwellungen bilden, die meist das ganze Innere der Zellen als blasig schaumige Zellgewebsmasse ausfüllen. In den unterirdischen Theilen sind die Bedingungen für eine kräftige Entwicklung des Pilzes und für die Zersetzungserscheinungen im höchsten Grade gegeben und es ist nach R. HARTIG's Beobachtungen nicht zweifelhaft, dass der Pilz hier auch nach dem Absterben der Wurzeln auf denselben als Saprophyt weiter vegetirt. Die Möglichkeit einer solchen Ernährung ist auch durch BREFELD's[1]) Versuche dargethan, nach denen der Pilz auch auf Pflaumendecoct und Brotrinde sich aus Sporen bis zur Bildung von Mycelium und Rhizomorphensträngen erziehen lässt. Die Gegenmaassregeln gegen diese Wurzelkrankheit werden also bestehen in der Anlegung von Isolirgräben rings um die erkrankten Waldplätze, um die unterirdische Infection durch das Mycelium zu verhüten, und in der Ausrodung der abgestorbenen Wurzeln und Stöcke.

Wahrscheinlich mit *Agaricus melleus* identisch oder sehr nahe verwandt ist derjenige wurzelnzerstörende Pilz, welcher eine in den letzten Jahren in Frankreich, der Schweiz und in Baden aufgetretene verheerende Krankheit des Weinstockes verursacht, die man als »*Blanc des racines*,« »*Blanquet*«, »*Champignons blancs*«, »*Pourridié*« bezeichnet, mehrfach wol auch mit den Verheerungen der Reblaus verwechselt hat. In den Weinbergen beginnen an einzelnen Stellen die Reben zu kränkeln und abzusterben; diese Stellen werden allmählich grösser, indem das Absterben am Rande ringsum fortschreitet. Und wenn auf die leergewordenen

---

[1]) Sitzungsber. d. Gesellsch. naturf. Freunde zu Berlin, 16. Mai 1876. — Bot. Zeitg. 1876, pag. 646.

Stellen andere Pflanzen (z. B. Bohnen, Kartoffeln, Runkeln) gebaut werden, so gehen diese unter denselben Erscheinungen zu Grunde. Ueber diese Krankheit, bei welcher ich ein dem *Agaricus melleus* sehr ähnliches, die Wurzeln zerstörendes Mycelium (in Form von Häuten, Strängen und echten Rhizomorphen) gefunden und deren Uebertragbarkeit vom Weinstock auf Bohnen durch den Pilz ich experimentell constatirt habe, ist eingehender in meinen »Krankheiten der Pflanzen« berichtet.

2. *Trametes radiciperda*, R. Hart., ist die Ursache einer Zersetzungserscheinung des Holzes, welche vorzugsweise mit zu denjenigen gehört, welche bisher als Rothfäule bezeichnet wurden.

Nach R. Hartig[1]) befällt der Pilz vorzugsweise Fichten und Kiefern, auch Weimuthskiefern. Seine Fruchtträger sitzen äusserlich an den durch den Parasiten getödteten Wurzeln und Stöcken gewöhnlich zahlreich beisammen und verwachsen oft nachträglich untereinander zu grösseren Fruchtkörpern, die nicht selten 10 bis 30, ausnahmsweise selbst 40 Centim. nach einer Richtung Flächenausdehnung haben. Es sind sogen. umgewendete Hüte, d. h. stiellose, mit der einen Seite aufgewachsene, meistens etwa 5 Millim. dicke, lederartige Körper, welche auf der freien Seite mit der weissen Porenschicht bekleidet sind; stellenweis hebt sich aber auch am Rande der Fruchtkörper zurück und stellt sich frei, seine chocoladenbraune, gefurchte und buckelige sterile Seite zeigend; der Rand ist etwas wulstig und beiderseits weiss. Bei der Fichte wird die Krankheit erkennbar an dem Vertrocknen der ganzen Pflanze. An jüngeren Bäumen geschieht das oft plötzlich. Die Krankheit zeigt ihre ansteckende Wirkung darin, dass neben dem abgestorbenen Baume meist noch ein oder mehrere erkrankte sich befinden; und da dieses Absterben der Nachbarbäume auch dann nicht aufhört, wenn die dürren Bäume gefällt werden, so entstehen in den Beständen Lücken und Blössen, die in 5—10 Jahren eine Grösse von 10 Ar und mehr erreichen sollen. Das Absterben und Dürrwerden ist die Folge einer Fäulniss der Wurzeln, verursacht durch den in denselben lebenden Parasiten. Man findet an den Stöcken und Wurzeln die oben beschriebenen, weissen Fruchtträger in verschiedener Form und Grösse. Da sie sich nur im freien Raume bilden können, so entwickeln sie sich häufiger im lockeren als im festen Boden. Ausserdem finden sich, auch wo keine Fruchtträger gebildet sind, stecknadelkopfgrosse und grössere, gelbweisse Pilzpolster, die auf der Rinde der Wurzeln zum Vorschein kommen. Es sind Anfänge von Fruchtträgern, und man bemerkt beim Abheben der Rindeschüppchen, dass es die Endigungen zarter, weisser Pilzhäute sind, die bald papierartig bald nur wie ein Schimmelanflug erscheinen und zwischen den Rindeschuppen von innen aus sich entwickelt haben. Wurzeln und Wurzelstock solcher Bäume sind verfault. Von der inficirten Wurzel aus greift die Holzzersetzung stammaufwärts weiter. Von oben nach unten sind dann alle Stadien der Zersetzung vertreten. Letztere zeigt nach einander folgende Symptome. Zuerst tritt in dem gelblichweissen gesunden Holze schmutzig violette Färbung auf; diese geht über in völlig ausgebleichte, hellgelblichweisse Farbe und wird dann schnell bräunlichgelb oder hellbraun. Auf dem bräunlichen Grunde treten zahlreiche kleine schwarze Flecken, besonders im lockeren Frühjahrsholze der Jahresringe auf. Besonders die grösseren schwarzen Flecken umgeben sich mit einer weissen Zone. Mit fortschreitender Zersetzung gehen sie fast sämmtlich verloren, während die weissen Flecken sich vergrössern und zusammenfliessen so dass das Frühlingsholz zuletzt ganz zerfasert und verpilzt ist, eine lockere, weisse Substanz darstellt, welche das übrig gebliebene gelbliche Holzgewebe überwiegt. Solches Holz hat im nassen Zustande die Eigenschaften des Badeschwammes, im trockenen schrumpft es auf die Hälfte oder ein Dritttheil seines Volumens zusammen und ist dann federleicht. Während das faule Holz harzarm ist, schlägt sich Harz an der Grenze des gesunden Holzes im Innern der Holzfasern und Markstrahlzellen nieder. Ist die Fäulniss soweit nach aussen gedrungen, dass nur noch ein schmaler gesunder Splintstreifen vorhanden ist, und auch wenn endlich die Fäulniss bis an den Bast vorgerückt ist, so ergiesst sich der Terpenthin nach aussen. Solche Harzflüsse zeigen sich dann zuerst auf der Seite, an welcher die inficirte Wurzel sich befindet, und sind ein sicheres Zeichen innerlicher Rothfäule. Bei der Weymuthskiefer und der gemeinen Kiefer ist der Krankheitsverlauf im

[1]) Zersetzungserscheinungen des Holzes, pag. 14 ff. Taf. I—V.

Wesentlichen derselbe. Nur bewirkt hier der grössere Harzgehalt eine vollständige Verkienung des gesunden Holzes, die bei der gemeinen Kiefer sogar ein Empordringen des Pilzmyceliums und der Holzzersetzung über den Stock verhindert, daher die Abhiebsfläche des getödteten Kiefernstammes nur einige hellbraungelbe Flecken zeigt. Das Mycelium des Pilzes besteht aus meist isolirt bleibenden, spärlich septirten Hyphen mit reichlicher Verzweigung, besonders mit vielen kürzeren, rechtwinkelig stehenden Seitenhyphen, welche an vielen Punkten die Zellwände durchlöchern. Es wächst zunächst im Bastkörper fort, von dort dringt es durch die Markstrahlen in den Holzkörper und verbreitet sich dort nach allen Seiten. Das erste Stadium der Rothfäule, die schmutzigviolette Farbe des Holzes, besteht in der Bräunung des Inhaltes der Markstrahlzellen, in welchen zugleich etwa vorhandene Stärkekörner aufgelöst werden. Mit der Verzehrung des Markstrahlinhaltes schwindet die violette Farbe. Der durch weissgelbe, dann bräunlichgelbe Farbe charakterisirte nächste Zustand zeigt die Myceliumfäden in den Holzzellen mit viel reichlicher entwickelten Seitenästen, durch welche die Zellwände an zahllosen Stellen durchbohrt sind. Das Holz ist jetzt bereits chemisch verändert; aus der von R. HARTIG mitgetheilten Analyse dieses Zersetzungszustandes ergiebt sich, dass es specifisch leichter geworden ist und die Substanz bei fast unverändertem Wasserstoffgehalte an Kohlenstoff relativ zugenommen hat. Im nächsten Stadium ist die chemische Veränderung in demselben Sinne weiter fortgeschritten. In den weissen Flecken, die jetzt um die schwarzen Myceliumnester auftreten, bestehen die Membranen der Holzzellen nur noch aus reiner Cellulose (reagiren auf Chlorzinkjod violett), das Lignin ist aufgelöst oder umgewandelt, und zwar zuerst in den inneren Membranschichten, zuletzt in der äusseren oder primären Membran; letztere löst sich dann rasch vollständig auf, so dass die Holzzellen sich isoliren und auch ihre Tüpfel nicht mehr erkennen lassen. Ausserhalb der weissen Flecke, in den bräunlichgelben Holzpartien, werden dagegen die inneren Membranschichten zuerst in Cellulose umgewandelt und aufgelöst, die dünnen primären Membranen und die Tüpfel bleiben am längsten resistent. Da das Frühjahrsholz weniger lange widersteht als das meist mit Terpenthin sich füllende Herbstholz, und von den weissen Flecken die Zersetzung sich besonders nach oben und unten schneller verbreitet, so findet mehr ein Zerfallen des Holzes in lange Faserpartien statt. R. HARTIG hat durch Infectionsversuche den Beweis geliefert, dass der Pilz die Ursache der Rothfäule ist. Er band ein mycelhaltiges, frisches Rindestück auf die gesunde unverletzte Wurzel einer Kiefer und bedeckte die Wurzel wieder mit Erde; von der bezeichneten Stelle aus fand er das Mycelium in Rinde- und Bastgewebe der Wurzel eingedrungen und durch die Markstrahlen in den Holzkörper sich verbreiten. Von 6 etwa 2—3 Meter hohen Kiefern, die in dieser Weise inficirt wurden, starben 4 binnen 1½ Jahren unter allen Symptomen der Krankheit. In den Beständen sind ausnahmslos die dem Infectionsheerde zugekehrten Wurzeln der Nachbarstämme erkrankt. Kreuzungsstellen einer kranken mit einer gesunden Wurzel und namentlich Verwachsung der Wurzeln, wie dies im Boden häufig vorkommt, sind die Infectionspunkte. Die Sporen sind zwar sogleich nach der Reife keimfähig, doch ist es noch nicht gelungen aus ihnen die Entwicklung des Pilzes zu verfolgen. Auch hier kann dem Weitergreifen des Pilzes nur durch Ziehen von Isolirgräben im Boden rings um die inficirten Stellen Einhalt gethan werden.

R. HARTIG, (l. c.) hat noch von einer ganzen Reihe von Baumschwämmen nachgewiesen, dass sie ebenfalls Parasiten sind und jeweils bestimmte Krankheiten und Zersetzungserscheinungen des Holzes verursachen.

Ausser den Pilzen giebt es noch andere pflanzenbewohnende Schmarotzerpflanzen; diese bringen aber an ihren Wirthen entweder keine pathologische Wirkung oder nur eine solche von meist geringerer Bedeutung hervor, weshalb sie hier nur angedeutet werden mögen. Von den bekannten parasitischen Algen, über welche in der Abhandlung über die Algen Näheres zu finden ist, hat mit Ausnahme der von KÜHN[1]) in gelblich werdenden Blattflecken von *Arum Arisarum* zwischen den Parenchymzellen gefundenen Siphonee *Phyllosiphon Arisari*, KÜHN, keine eine bemerkbar schädliche Wirkung.

[1]) Sitzungsber. d. naturf. Gesellsch. Halle 1878.

Von den phanerogamen Parasiten, deren mannigfaltige, ihren Bedürfnissen und den Verhältnissen ihrer Wirthe angepasste Organisation hier als bekannt vorausgesetzt werden muss, sind einige von schädlichem Einfluss auf ihre Wirthe.

Hier stehen in erster Linie die Cuscuteen, besonders die Flachsseide *(Cuscuta epilinum)* und die verschiedenen Arten der sogen. Kleeseide *(Cuscuta epithymum, europaea* etc.) auf Klee, Luzerne etc. Die Verheerungen, welche diese Parasiten anrichten, sind um so intensiver je kleiner die befallenen Pflanzen gegenüber der Massenentwicklung der Parasiten sind; so werden Sträucher, Hopfen und andere kräftige Pflanzen, wenn sie von *Cuscuta* angegriffen werden, nicht eigentlich getödtet, wie es mit dem niedrigen Klee fast immer der Fall ist. Die Wirkung ist ohne Zweifel zum Theil eine rein mechanische: die Pflanzen werden durch die oft ungeheure Masse der um sie gewundenen Schlingpflanze niedergedrückt und erwürgt, sie vermögen kein einziges Blatt ordentlich zu entfalten; sie werden wegen Mangel an Raum, Luft und Licht erstickt. Dazu kommt allerdings die aussaugende Wirkung, die der wurzellose, lediglich durch seine Haustorien in den Organen des Wirthes befestigte Parasit ausübt, welcher wegen seines Chlorophyllmangels seine gesammte Nahrung aus jenen zieht. Die Folge ist ein völliges Absterben und Vertrocknen der befallenen Pflanzen, das Entstehen von Fehlstellen in den Flachs- und Kleefeldern. Ebenfalls, wiewol in schwächerem Grade und mehr nur aus rein parasitischen Gründen, sind ihren Nährpflanzen schädlich die gleichfalls chlorophylllosen Orobanchen, deren angeschwollene Stengelbasis als Saugorgan auf der Wurzel einer Nährpflanze so aufsitzt, als wenn die Orobanche ein Ast der Nährpflanze sei. Als den Culturen schädlich würde hier besonders die auf der Luzerne schmarotzende *Orobanche rubens,* WALLR., zu nennen sein. Von anderen chlorophylllosen Parasiten, welche meist auf den Wurzeln von Bäumen und Sträuchern schmarotzen, wie *Lathraea squamaria,* die Rafflesiaceen und Balanophoreen, ist ein bestimmter schädlicher Einfluss nicht nachgewiesen.

Unter den grünen parasitischen Phanerogamen wären die auf den Aesten der Bäume schmarotzenden Loranthaceen als schädlich hervorzuheben. Die Mistel *(Viscum album),* welche die verschiedenartigsten Bäume, Laub- wie Nadelhölzer bewohnt, verursacht an denjenigen Stellen der Aeste, an denen sie entspringt, krebsartige Krankheiten.[1]) Von der Ursprungsstelle des Mistelstammes aus wird die Rinde des Nährastes durchzogen von den sogen. Rindewurzeln der Mistel, welche besonders im Cambium in der Längsrichtung des Astes sich verbreiten. Von ihrer dem Holze angrenzenden Seite aus dringen in dieses stellenweise die Senker ein, Organe, deren Zellen zum Theil verholzen und so an der Bildung des Holzkörpers des Nährastes theilnehmen. In der Region der Cambiumschicht des Astes besteht auch der Senker aus einem ihn in seiner ganzen Breite quer durchsetzenden Meristem, durch dessen Thätigkeit die Fortbildung des Senkers gleichen Schritt mit der Erstarkung des Holzkörpers des Nährastes hält, und wodurch der Senker bei fortschreitendem Dickewachsthum des Astes mit seiner Spitze immer tiefer in das Holz zu liegen kommt. Endlich geht aber die Meristemschicht des Senkers in Dauergewebe über, und dadurch wird dem weiteren Wachsthum desselben ein Ziel gesetzt. Da solche alte Senker ziemlich breit sind und zahlreich beisammen stehen, so wird dadurch auch das weitere Wachsthum des Nährzweiges in die Dicke gestört, weil die Neubildung von Holz aufhört. Die gesammte Rinde nebst den in ihr liegenden Theilen des Parasiten stirbt dann ab und vertrocknet. Diese entrindeten, abgestorbenen Krebsstellen beginnen dann von den Rändern aus überwallt zu werden. Durch dieses locale Absterben können die in der Rinde verbreiteten Theile der Misteln ausser Zusammenhang mit einander gesetzt werden; sie treiben dann oft Adventivknospen, welche aus der Rinde hervorbrechen und zu neuen Mistelbüschen erwachsen können. Ausser dieser localen Störung der Gewebebildung ist auch ein schädlicher Einfluss der Mistel auf das Gesammtbefinden des Baumes bemerkbar, wenn sie in zahlreichen Individuen auf demselben sich angesiedelt hat; derselbe zeigt dann eine kümmerliche Entwicklung, schwächere Astbildung, Ueberhandnehmen von Zweigdürre.

---

[1]) Vergl. SOLMS-LAUBACH in PRINGSHEIM's Jahrb. 6. Band, pag. 613.

4. Abschnitt.

Krankheiten, welche durch Thiere hervorgebracht werden.

Die thierischen Pflanzenfeinde sind hinsichtlich ihrer Wirkungen auf die Pflanzen in zwei Klassen zu bringen; die eine derselben umfasst diejenigen, welche die Pflanzentheile mechanisch zerstören, die andere die echten Parasiten. Zu den ersteren gehören diejenigen zahlreichen Thiere, welche zur Befriedigung ihres Nahrungsbedürfnisses Pflanzentheile fressen und dadurch vernichten oder verwunden. Da oben im Kapitel von den Wunden bereits alle möglichen Arten der Zerstörungen und Verwundungen an Pflanzen und deren Folgen, insbesondere unter Berücksichtigung des Thierfrasses, erörtert worden sind, so ist bezüglich dieser Feinde auf jene Abschnitte zu verweisen.

Viele der eben gedachten lediglich durch ihren Frass schädlichen Thiere verdienen die Bezeichnung Parasiten ohne Zweifel nicht. Einige derselben könnten aber insofern auf diesen Namen Anspruch machen, als sie ihren ständigen Wohnplatz auf der Pflanze haben, auch ihre Eier in derselben unterbringen und ihre Entwicklung auf ihr durchlaufen, wie z. B. die Borkenkäfer (pag. 363). Es ist aber immer noch ein Unterschied gegenüber denjenigen Thieren, auf welche eigentlich die Bezeichnung Parasiten anzuwenden ist, indem von diesen eine mechanische Störung, eine Verwundung nicht oder wenigstens in kaum bemerkbarem Grade ausgeübt wird, der befallene Theil als solcher erhalten bleibt, aber andere, nicht mechanische, sondern organische pathologische Veränderungen erfährt. In der Art der letzteren kehren im Grossen und Ganzen hier dieselben beiden Erkrankungsformen wieder, die wir bei der Wirkung der pilzlichen Schmarotzer unterschieden haben: entweder 1. eine Auszehrung, d. h. eine allmähliche Desorganisation und Schwinden des Zellinhaltes, ohne sonstige Veränderung des Zellgewebes, und somit ein langsames, bei grünen Theilen unter Gelbfärbung, Bräunung und Vertrockenen eintretendes Absterben des in seiner ursprünglichen normalen Gestalt nicht veränderten Pflanzentheiles, oder 2. eine durch Wachsthum oder Vermehrung der Zellen bewirkte abnorme Neubildung, auf oder in welcher in der Regel der Parasit seinen Aufenthalt hat, also eine allgemein als Cecidium und mit Rücksicht auf ihren animalen Erzeuger Zoocecidium zu nennende Bildungsabweichung. Auch hier muss die Bezeichnung Galle in dem weitesten durch den Begriff begrenzten Sinne genommen werden, der hier einen noch viel grösseren Reichthum an Formen umfasst, als sie die Mycocecidien darbieten. Das Vorhandensein einer quantitativ vermehrten und qualitativ veränderten Bildungsthätigkeit wird uns immer als Charakteristicum der Gallenbildung leiten können, auch in den Fällen, wo ihr eine wirkliche Verwundung vorausgeht, wie z. B. bei den von der Weidenholzgallmücke veranlassten Veränderungen. Denn die oben als Korkbildungen, Callusbildungen und Ueberwallungen beschriebenen Heilungsprozesse, welche regelmässig auf blosse Verwundungen folgen, bei denen es irrelevant ist, ob der Thäter ein Thier oder ein anderer Einfluss ist, müssen jedenfalls von den Gallenbildungen wol unterschieden und ausgeschlossen werden.

Kapitel 1.
Thierische Parasiten von auszehrender Wirkung.

Die Zahl dieser Parasiten ist keine grosse, das exquisiteste Beispiel eines solchen und zugleich wol der schädlichste von allen ist die Milbenspinne oder rothe Spinne (*Tetranychus telarius*, L.), eine etwa 0,25 Millim. grosse, ovale, rothe, achtbeinige Milbe, welche in der heissesten Zeit des Sommers auf der Unterseite der Blätter zahlreicher bei uns im Freien wachsenden Pflanzen, besonders in den Gärten auf Feuerbohnen, vielen Gartenzierpflanzen, auch auf Runkelrübenblättern, sowie auf dem Laub vieler Holzpflanzen, namentlich Linden, Rosskastanien, Weiden, Rosen etc., selbst auf Grasblättern sich zeigt; auch kennt man die Krankheit auf dem Hopfen unter dem Namen Kupferbrand.[1] Die Unterseite der sich entfärbenden Blätter ist mit feinem, weisslichen Mehl, bestehend aus den Bälgen der gehäuteten Milben und aus den Eiern, bedeckt und mit einem Gespinnst feiner Fäden überzogen, unter welchem auch die lebendigen Milben sich befinden. Die Wirkung auf das Blatt besteht nur darin, dass der Inhalt der Mesophyllzellen an den von den Milben angesaugten Punkten desorganisirt wird, die Chlorophyllkörner aufgelöst werden. An den Dicotyledonenblättern beginnt dies oft in den Wickeln der Rippen, weil dort zuerst die Milben sich ansetzen; oder wenn dieselben gleichmässiger über das Blatt vertheilt sind, bekommt dieses zuerst zahlreiche, sehr feine bleiche Pünktchen auf noch grünem Grunde. Die Entfärbung verbreitet sich mit der Vermehrung der Milben weiter, und das Blatt nimmt mehr gelbe, braungelbe oder rothgelbe Farbe an, vertrocknet und fällt ab. Bisweilen dringen die Parasiten bis zu den jüngsten Blättern vor, und dann kann ein rapides Absterben des ganzen Triebes die Folge sein. Die Milbe tritt oft über ganze Culturen verbreitet auf und verräth dann ihre Anwesenheit durch das Gelbwerden der Pflanzen. Die Erscheinung darf nicht mit der Sommerdürre (pag. 452) verwechselt werden.

Die Blattläuse gehören nur theilweise hierher; die Mehrzahl derselben bewirkt nämlich durch ihr Saugen an den Pflanzen Gallen, und selbst eine und dieselbe Art, welche unter Umständen nur eine aussaugende und auszehrende Wirkung übt, bringt auch wol Gallenbildungen zu Stande. Insbesondere sehen wir, dass Blätter, wenn sie im vollkommen erwachsenen Zustande von Aphiden befallen werden, oft nur gelb oder gelbfleckig werden. Wenn wachsende Stengel bis an die Endknospe oder bis in den jungen Blüthenstand vollständig mit Blattläusen bedeckt sind, wie z. B. Raps oder Kohl von *Aphis Brassicae*, so kann eine vollständige Erstickung der Pflanze, Hemmung des Wachsthums, Verkümmern und Vertrocknen der jungen Blüthentrauben die Folge sein. Die in grossen Massen auf den Pflanzentheilen auftretenden Blattläuse bringen hier auch oft eine Art Mehlthau und Honigthau hervor. Ersterer ist ein schmutzigweisser mehlartiger Ueberzug auf den Blättern, bestehend aus den leeren Bälgen der gehäuteten Läuse. Der Honigthau ist ein zuckerhaltiges Secret, welches von den Blattläusen in Menge abgesondert wird und als ein glänzender, klebriger Firniss die Pflanzentheile bedeckt. Hieran schliesst sich auch hinsichtlich ihrer Wirkung die Eichen-Phylloxera (*Phylloxera quercus*, Boyer de F.), welche auf der Unterseite der Eichenblätter festgesaugt lebt und

[1] Vergl. Voss in Verhandl. der zool. bot. Gesellsch. Wien 1875, pag. 613.

unter sich einen runden, einen oder einige Millimeter im Durchmesser grossen Flecken in der Blattmasse ohne sonstige Veränderung derselben veranlasst.

Auch die Schildläuse sind grösstentheils in diese Kategorie von Schmarotzern zu rechnen. Sie leben oft zu Tausenden auf der Rinde der Zweige oder auf immergrünen Blättern, saugen sich mit ihrem Rüssel fest, sitzen unbeweglich, die Eier unter sich legend und endlich auf diesen sterbend. Wenn die Triebe reichlich mit Schildläusen besetzt sind, so zeigt sich ein allgemeines Siechthum derselben, welches endlich zu völligem Absterben führen kann.

Endlich würden aus der Klasse der Würmer hierher zu rechnen sein die Rüben-Nematoden, stecknadelkopfgrosse, cystenartig angeschwollene und mit Eiern erfüllte Würmer, welche auf den feinen Wurzelenden von *Beta vulgaris* angesaugt leben und ein Kränkeln der Pflanzen und Zurückbleiben ihres Wachsthums zur Folge haben.

Kapitel 2.
Gallen erzeugende thierische Parasiten.

Die einfachste Form eines Zoocecidiums würde ein solches sein, welches nach Analogie der einfachsten Mycocecidien (wie die durch Chytridien an Algenzellen erzeugten) an der einzelnen Zelle durch ein in dieser lebendes Microzoon hervorgebracht wird. Ein solcher Fall ist bekannt in den Gallen, welche ein Räderthier, *Notommata Werneckii*, Ehrenb., an *Vaucheria* erzeugt. Es sind Aussackungen der Fäden, die selten terminal, meist seitlich sitzen, aus engem, halsförmigen Grunde sich erweitern und oben in zwei oder mehr hornförmige Auswüchse übergehen. Sie enthalten ein Mutterthier und zahlreiche Eier und Junge[1]). Ob die letzteren aus den Gallen auswandern, wie sie in die Alge gelangen und wie sie überwintern, ist unbekannt.

Bei allen anderen gallenerzeugenden Thieren stellt die Galle nicht eine einzelne umgewandelte Zelle dar, sondern es ist ein vielzelliges Organ einer höheren Pflanze (Stengel, Blatt oder Wurzel), welches ganz oder theilweis durch irgend eine morphologische und histiologische Veränderung den Charakter eines Cecidiums annimmt. Jede präcisere allgemeine Charakteristik von Zoocecidium wird durch die ausserordentliche Mannigfaltigkeit dieser Bildungen unmöglich gemacht, und ebenso verliert sich die Grenze dieses Begriffes, wegen der graduellen Abstufungen, die viele dieser Bildungen zeigen, ins Unbestimmte. Gallen dieser Art werden erzeugt von 1. Nematoden, und zwar von Arten der Gattung Aelchen *(Anguillula)*, 2. Milben, und zwar von Gallmilben *(Phytoptus)*, kleinen, 0,13—0,27 Millim. langen, vierbeinigen, sämmtlich in Pflanzengallen lebenden Thieren, 3. Pflanzenläusen und Schildläusen, 4. Zweiflüglern (Dipteren), 5. Aderflüglern (Hymenopteren), ausserdem wenigen Lepidopteren und Coleopteren. Man kann nicht sagen, dass diese einzelnen Ordnungen auch durch besondere Formen der Gallen sich auszeichneten; wir finden im Gegentheil, dass von den Thieren einer und derselben Ordnung die verschiedenartigsten Gallen erzeugt werden; selbst Thiere, die naturgeschichtlich sehr nahe verwandt sind, bringen Gallen vom grössten morphologischen Unterschiede hervor. So sind unter den von den Gallmilben erzeugten Gallen beinahe alle morphologischen Formen derselben, die es überhaupt giebt, vertreten. Eine ähnliche Vielgestaltigkeit zeigen

---

[1]) Vergl. Magnus, Hedwigia 1877, No. 9 und R. Wollny, Hedwigia 1877, No. 11.

die Gallen der Dipteren. Dabei darf nicht daran gedacht werden, dass der Unterschied der Nährpflanze die Verschiedenheit der Gallen, die zwei naturgeschichtlich sehr nahe verwandte Thiere erzeugen, erklären könne, denn wir finden auf einer und derselben Nährpflanze derartige verschiedene Gallen, so z. B. auf den Lindenblättern wenigstens deren 4 Arten, die durch Gallmilben erzeugt werden, welche einander äusserst ähnlich sind. Wir klassificiren hier die Zoocecidien nach ihren morphologischen Charakteren.

I. Abnorme Haarbildungen (Filzkrankheit der Blätter, Erineum-Bildungen).

Eine Galle kann einzig und allein aus einer vermehrten Bildung von Haaren an der Oberfläche eines Pflanzentheiles, gewöhnlich eines Blattes, bestehen. Erzeuger solcher Gallen sind fast ausschliesslich Gallmilben *(Phytoptus)*. Das Blatt selbst erleidet im Uebrigen, insbesondere in seiner Form, wenigstens in vielen Fällen keine auffallende Veränderung. Die Gallenbildung stellt also hier nur dichte, filzartige Haarflecken dar, die gewöhnlich von lebhafter Farbe und daher an den grünen Blättern sehr auffallend sind. Frühere Botaniker hielten diese Bildungen für Pilze, für welche PERSOON[1]) die Gattung *Erineum*, FRIES[2]) die Gattungen *Taphrina*, *Erineum* und *Phyllerium* aufstellte, die nach der Form der Haare unterschieden wurden. Diese Mycologen, sowie SCHLECHTENDAL[3]) und KUNZE[4]) haben von diesen Gattungen je nach dem Vorkommen auf verschiedenen Pflanzen viele Arten beschrieben. UNGER[5]) hat zuerst erkannt, dass es keine Pilze, sondern abnorme Haarbildungen sind, bei denen die äussere Wand der Epidermiszellen in Form eines Haares auswächst. FÉE[6]) hat aber nicht nur die Milben in verschiedenen *Erineum*-Bildungen zuerst gesehen, sondern sie auch für die wirklichen Urheber derselben erklärt. Genauer sind die Milben im *Erineum* zuerst von v. SIEBOLD[7]) beschrieben worden. LANDOIS[8]) hat im *Erineum* des Weinstockes die Parasiten gefunden und die Geschlechtsverhältnisse und die Entwicklung der Milben ermittelt. Viele weitere Beobachtungen sind von THOMAS[9]) mitgetheilt worden.

Auf den Blättern der verschiedenen Pflanzen sind diese Haare verschieden gestaltet (Fig. 32), und auch nach den Pflanzentheilen kann ihre Form verschieden sein. Meistens sind es einzellige Gebilde (Ausnahme *Erineum populinum* Fig. 32 E), mit starker und cuticularisirter Membran, häufig mit gefärbtem Zellsafte. Der Ueberzug, den sie auf dem Blatte bilden, bietet vermöge der Beschaffenheit der Haare den Milben einen geeigneten und in hohem Grade geschützten Aufenthalt. Erstens sind die Haare wegen des Baues ihrer Membran ziemlich feste Gebilde. Zweitens schaffen sie durch ihre Gestalt ein vorzügliches Obdach, denn sie sind entweder lang cylindrisch und bilden bei ihrer aufrechten Stellung einen dichten und

---

[1]) Mycologia europaea, II. pag. 2.

[2]) Systema mycologicum, III. pag. 520.

[3]) Denkschr. d. bot. Ges. zu Regensburg 1822, pag. 73.

[4]) Mycologische Hefte, II. Leipz. 1823, pag. 133.

[5]) Exantheme. Wien 1833, pag. 376.

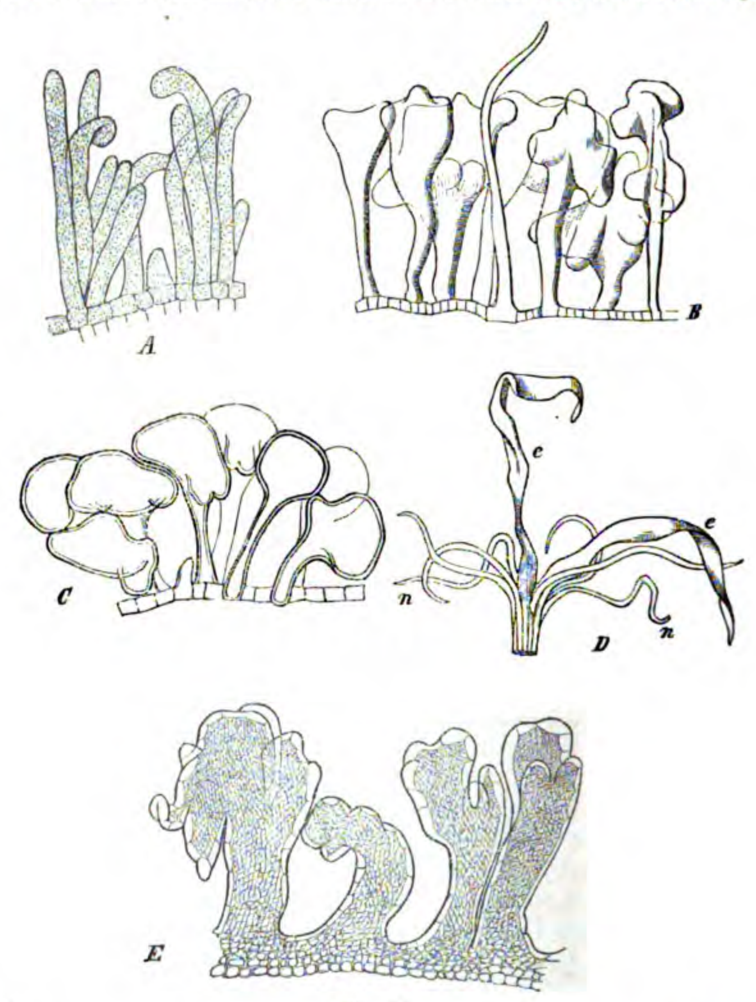
[6]) Mèmoire sur la groupe des Phylleriées. Paris et Strassburg 1834.

[7]) Ber. d. Arb. d. entomolog. Sect. d. schles. Gesellsch. f. vaterl. Cult. 1850.

[8]) Zeitschr. f. wiss. Zoologie. 1864, pag. 353.

[9]) Hallische Zeitschr. f. d. gesammt. Naturwiss. 1869, pag. 329; 1873, pag. 517; 1877, pag. 329.

hohen Filz, in welchem die Thiere sich aufhalten, oder sie sind an der Basis dünn, stielförmig, oben kopfartig in verschiedener Weise verdickt, und die Köpfe der benachbarten Haare pressen sich aneinander, treiben ineinander greifende Aussackungen und verwachsen selbst mit einander, wobei sie an den verwachsenen Membranstellen dünnere, tüpfelartige Stellen bekommen können. So bilden die Haarköpfe gleichsam ein auf relativ dünnen Stielen stehendes Dach, unter welchem die Thiere leben. Auch an den Rändern eines solchen *Erineum*-Rasens pflegt das



(B. 120.) Fig. 32.

Verschiedene Formen des Erineum. A *Erineum Tiliae*. B *Erineum Padi* von *Prunus Padus*, in der Mitte ein normales Haar. C *Erineum roseum* von *Betula*. D *Erineum ilicis* von *Quercus Aegilops*. Ein normales Haarbüschel, von dessen einzelnen Haaren zwei (e) zu *Erineum*-Haaren deformirt, die anderen (n) normal sind. Bei starker Entwicklung des *Erineum* sind alle Haare eines Büschels metamorphosirt. E *Erineum* von *Populus tremula*. Die Haare sind Emergenzen, d. h. aus Mesophyll mit darüber gespannter Epidermis gebildete Auswüchse.

Dach geschlossen zu sein, indem hier die Haare allmählich kürzer gestielt sind und ihre Köpfe bis an die Epidermis reichen. Dieser Bau des *Erineum* und die Cuticularisirung der Membranen, durch die die Benetzung erschwert wird, ver-

hindern ein Eindringen des Wassers in den von den Parasiten bewohnten Raum. Auch die mehr cylindrischen Fäden, z. B. beim *Erineum tiliae*, pflegen vielfach an den Stellen, wo sie sich in ihrem geschlängelten Verlaufe berühren, zu verwachsen und bilden hier elliptische, quer oder schief gerichtete, zu mehreren übereinander stehende Tüpfel; desgleichen bekommen die Epidermiszellen, welche diese Haare getrieben haben, auf ihren gemeinsamen Seitenwänden grosse längliche Tüpfel. Der ganze *Erineum*-Rasen erweist sich auch darin als ein einheitliches gallenartiges Organ. Ihrer Entstehung nach sind diese Haare in den meisten Fällen vollständige Neubildungen, entstanden durch Auswachsen von Epidermiszellen, die im gewöhnlichen Zustande keine Haare bilden. Man sieht in diesem Falle die normalen Haare des Blattes, wenn dasselbe solche besass, zwischen den *Erineum*haaren unverändert (Fig. 32). Wenn das *Erineum* einen dichten Filz cylindrischer Haare darstellt, so ist fast jede Epidermiszelle haarartig ausgewachsen, wenn es aus kopfförmigen Haaren besteht, so betrifft dies immer nur einzelne Epidermiszellen. Auf Blättern, die schon im normalen Zustande dicht behaart sind, kann dagegen die *Erineum*bildung auf einer Metamorphose der normalen Haare beruhen, ohne dass sonst Neubildungen hinzutreten (Fig. 32 D). Diese Wucherungen zeigen sich bei vielen Pflanzen auf der Unterseite des Blattes, bei einigen auf der Oberseite, bei manchen auf beiden Seiten, derart, dass diejenigen Blattstellen, welche auf der einen Seite den Filz tragen, nach einiger Zeit auch auf der anderen Seite sich damit bedecken. Wiewol eine Veränderung der Blattform nicht nothwendig mit dem Auftreten von *Erineum* verbunden ist und letzteres in den meisten Fällen wirklich ohne jede Spur einer solchen auftritt, findet doch bisweilen an den mit dem Haarfilz bedeckten Stellen ein stärkeres Flächenwachsthum der Blattmasse statt, in Folge dessen die Stelle sich vertieft und blasig aussackt, wobei das *Erineum* stets in der Concavität sich befindet. Diese Fälle bilden schon den Uebergang zu den unten erwähnten Falten und Beutelgallen.

Die Erineen entstehen im Frühjahr schon an den jungen Blättern unmittelbar nach dem Ausschlagen. Bei *Tilia* finde ich z. B. den ersten Anfang in einem Verschwinden des Glanzes der Epidermis an der betreffenden Stelle. Dann beginnen die Epidermiszellen papillenartig auszuwachsen, indem die Aussenwand derselben sich nach aussen wölbt; viele Papillen bekommen rothen Zellsaft. Auch erfährt das Mesophyll an diesen Stellen eine Veränderung: während es im normalen Zustande an der Oberseite eine Schicht Pallisadenzellen, an der Unterseite ein oder zwei Schichten rundzelligen, lockeren Gewebes, und dazwischen eine in der Zellform die Mitte haltende Schicht bildet, ist es an den *Erineum*-Stellen gleichmässiger, indem die Pallisadenzellen kürzer und breiter sind, auch weniger Chlorophyllkörner enthalten und oft gleich den übrigen Mesophyllzellen gerötheten Zellsaft haben. Dann erst wachsen die Papillen zu langen, schlauchförmigen, gebogenen Haaren aus. Bald beginnen nun auch an der correspondirenden Stelle der anderen Blattseite die Epidermiszellen Haare zu treiben. Bei anderen Erineen bleibt die Haarbildung auf die eine Blattseite beschränkt. In jenem Falle muss angenommen werden, dass der die Gallenbildung bewirkende Reiz von der einen Seite durch das Blattgewebe hindurch nach der anderen Seite hin geleitet wird. Diese Thatsache ist auch in Betracht zu ziehen bei der Frage, durch welche Action des Thieres die Gallenbildung veranlasst wird. Die nahe liegende Vorstellung, dass die Milben von Anfang an an der Stelle sich befinden, welche durch das Saugen den Reiz zur Gallenbildung empfängt, finde ich mit der Beobachtung nicht im Einklang. Weder auf den Stellen, wo die erste Spur

der Entstehung sich bemerkbar macht, noch in dem sich entwickelnden jungen Filze konnte ich Milben finden. Später, Anfang Juni, in dem fertig gebildeten *Erineum* sind sie zwischen den Haaren reichlich vorhanden, zugleich mit Eiern. Dies scheint dafür zu sprechen, dass gewisse Einflüsse, welche die anfänglich auf dem Blatte vagabondirenden Milben ausüben, zur Anregung der Gallenbildung genügen und dass die Thiere erst später, vielleicht wenn die Sorge für die Nachkommenschaft beginnt, sich in das *Erineum* zurückziehen. Bei der Entstehung des Haarfilzes an derselben Stelle, wo die andere Seite des Lindenblattes solchen trägt, wäre es unerklärlich, dass die Milben immer genau dieselben Stellen treffen sollten. Es scheint hier nur der Gedanke an eine Einwanderung des *Phytoptus* in den Haarfilz übrig zu bleiben.

Bezüglich des Winteraufenthaltes der *Erineum*-erzeugenden Milben muss gegenüber der Behauptung LANDOIS' (l. c.), dass bei der Filzkrankheit der Weinblätter die Milben in dem *Erineum* des abgefallenen Laubes überwintern und im Frühlinge wieder die Weinstöcke besteigen, der Ansicht THOMAS'[1]) beigepflichtet werden, dass die Thiere auf der Pflanze aus dem Haarfilz auswandern, um in den Knospen zu überwintern, von denen sie im Frühjahr auf die neuen Blätter gelangen. Denn THOMAS hat die Thiere mehrfach im Herbst nnd zeitigen Frühjahr an den Knospen gefunden; auch ist das *Erineum* oft nur an einzelnen Sprossen eines Strauches vorhanden. Auch würde nach Analogie der die Knospendeformation von *Corylus* erzeugenden Milben, deren Verhalten ich verfolgt habe (s. pag. 548), für die *Erineum*-erzeugenden diese Ansicht anzunehmen sein.

Der schädliche Einfluss der Erineen auf die Pflanzen beruht auf dem Umstande, dass die deformirten Blattstellen, wegen ihres meist sehr spärlichen Chlorophyllgehaltes dem Dienste für die Assimilation entzogen sind.

Die häufigsten Erineen sind: das anfangs weisse, dann rosenrothe, aus fadenförmigen, dicht aneinanderliegenden Haaren bestehende von *Tilia*; der aus ähnlichen Haaren gebildete, weissliche, meist auf vertieften Blattflecken stehende Filz von *Juglans regia*, die oft stark davon befallen ist; das aus stark gebogenen und verwickelten, fadenförmigen Haaren bestehende blassröthliche auf *Sorbus Aucuparia*, welches oft das Laub ganz verdirbt; das braune oder röthliche auf den Ahornblättern, welches aus cylindrisch-keulenförmigen oder kopfförmigen Haaren besteht; das auf den Blättern des Weinstockes, welches als röthlicher oder brauner Filz auf oft vertieften Blattstellen sitzt und aus cylindrischen, verwickelten Haaren besteht; das auf *Alnus*, welches gelbliche bis rothbraune, krümelige Ueberzüge darstellt und dessen Haare dünn gestielt sind und höckerige oder gelappte Köpfe bilden; endlich das *Erineum* der *Populus tremula*, welches auf runden, vertieften Blattstellen braune, krümelige Bildungen darstellt und sich dadurch auszeichnet, dass die Haare den morphologischen Charakter von Emergenzen haben, d. h. Wucherungen der unter der Epidermis liegenden Mesophyllschichten zu sein scheinen, über welche die Epidermis sich fortsetzt (Fig. 32 E). Sie bestehen aus sehr kleinzelligem Parenchym, von welchem die relativ grosszellige Epidermis sich unterscheidet, und stellen unregelmässige Körper mit dickem, kurzem Stiel und gelapptem oder zertheiltem oder schief gekrümmtem Kopf dar.

II. Krümmungen, Rollen und Falten.

Viele Zoocecidien bestehen nur in einer Krümmung eines Pflanzentheiles, was seltener einen Stengel oder einen Blattstiel, häufiger die Blattfläche betrifft, welche dadurch sich in eine Falte oder Rolle legt, in deren Cavität das gallenbildende Thier lebt. Derartige Cecidien treffen wir bei Gallmilben, bei Pflanzenläusen und bei Dipteren (Gallmücken). Es ist zu bemerken, dass die von Gallmilben erzeugten hierher gehörigen Gallen oft mit verstärkter Haarbildung

[1]) l. c. 1873, pag. 517.

(s. vorig. Abschnitt) combinirt sind. Auch hat diese Gallenform keine scharfe Grenze weder gegen die als blasige Auftreibungen oder Beutelgallen zu bezeichnenden, noch gegen die in veränderten Blattformen bestehenden Gallen. Die Lebensweise der in Rollen und Falten der Blätter vorkommenden *Phytoptus*-Arten ist wahrscheinlich übereinstimmend mit denen der Erineen. Die Pflanzenläuse finden sich in den von ihnen erzeugten Rollen etc. meisst in grosser Anzahl und in allen Entwicklungszuständen, gewöhnlich zugleich mit in weissen Puder gehüllten Tropfen einer zuckerhaltigen Flüssigkeit, die von den Thieren ausgeschieden wird. Im Frühjahre kommen aus den Eiern, welche an den Rinden etc. überwintern, die Thiere aus und begeben sich auf die jungen Triebe, wo sie durch ihr Saugen die Missbildungen veranlassen, an denen sie auch von Anfang an sitzend gefunden werden. In den durch Gallmücken erzeugten Gallen findet man die Larven (Maden) derselben meist in Mehrzahl. Diese verpuppen sich bei manchen Gallmückenarten auch in der Rolle, aus der dann das fertige Insekt ausschlüpft, bei anderen Arten verlässt die Larve die Galle, um sich in der Erde zu verpuppen. Die Entscheidung, wodurch bei den Gallmücken die Veranlassung zur Bildung der Rollen gegeben wird, ist durch die sehr rasche Entwicklung der Larven aus den einmal abgelegten Eiern erschwert. Doch habe ich in einigen Fällen constatiren können, dass die Bildung dieser Gallen nicht erst durch die Lebensactionen der Larven, sondern schon bei der Eiablage durch das Mutterthier bewirkt werden muss; denn in den an den Spitzen der Triebe des Birnbaumes befindlichen jüngst entstandenen Rollen jugendlicher Blätter fand ich nur erst die etwa ½ Millim. langen, spindelförmigen, bräunlichen, anscheinend ohne Befestigung an der Epidermis liegenden Eierchen der *Cecidomyia piri*, Bouché, bis zu 10 an der Zahl, während in wenig älteren Blattrollen schon die etwa 1 Millim. langen, weissen Maden vorhanden sind. Nun ist zwar hier die Rollung der Galle mit der Knospenlage des Blattes gleichsinnig und man könnte einwenden, dass die letztere noch keine Galle darstellt. Allein die Erstarkung der Rolle ist doch schon zu bemerken, wenn nur erst Eier in ihr sich befinden. Noch beweisender sind die durch *Ceciomyia rosarum*, Hardy, erzeugten Rollen der Rosenblättchen, welche nach unten umgerollt sind, also mit der Knospenlage nicht übereinstimmen, sondern erst nach Entfaltung aus derselben sich bilden und dann im ersten Stadium nur Eier bergen. An den eben genannten Gallen der Rosenblättchen fand ich manche ganz junge Rollen in der Periode, in welcher sie die Eier zu enthalten pflegen, leer, was dafür sprechen könnte, dass der gallenerzeugende Einfluss nicht nothwendig mit der Action der Eiablage verbunden sein muss. — Die Rollen und Falten bilden sich entweder schon an den ganz jungen, eben aus der Knospe tretenden oder an schon nahezu entwickelten Blättern. Ersteres ist der gewöhnliche Fall. Hier wird meist die Rollung oder Faltung, welche das Blatt in der Knospe hat, zur Galle benutzt, d. h. sie gleicht sich bei der Entfaltung des Blattes nicht nur nicht aus, sondern wird bei dem weiteren Wachsthum des Blattes noch dicker. Oft ist daher das Blatt von beiden Rändern bis zur Mittelrippe in zwei Rollen gewickelt, und zwar kann dies nur an einem Theile oder in der ganzen Länge des Blattes geschehen, und bisweilen sind viele auf einander folgende Blätter in dieser Weise umgewandelt, z. B. an den Triebspitzen des Birnbaumes bei *Cecidomyia piri*, Bouché. Aus dem Gesagten folgt weiter, dass die Rollen und Falten in ihrer Richtung der Knospenlage des Blattes entsprechen. So sind sie bei *Polygonum amphibium* so gerollt, dass die Blattunterseite die Cavität bildet, entsprechend der revolutiven

Knospenlage; dagegen haben die des Birnbaumes die Oberseite des Blattes in der Cavität, weil die Knospenlage involutiv ist. An den Blättern von *Carpinus Betulus* entsprechen die von der Mittelrippe nach dem Blattrande laufenden gekräuselten Falten, die ein *Phytoptus* bewohnt, den Blattfalten in der Knospenlage. Oder die Einwirkung erfolgt erst, nachdem das junge Blatt sich aus der Knospenlage begeben hat, und dann braucht die Rollung nicht gleichsinnig mit jener zu sein, z. B. bei *Cecidomyia rosarum*, HARDY, welche die Blättchen der jungen Rosenblätter (deren Knospenlage der Länge nach zusammen gefaltet ist) mit beiden Rändern nach unten vollständig zusammenrollt. Ein *Phytoptus* rollt an den Lindenblättern nur den äussersten Rand ringsum ein, so dass das Blatt löffelartig vertieft wird. An ziemlich erwachsenen Blättern werden besonders von Blattläusen allerlei Krümmungen, Rollungen, blasige Auftreibungen etc. veranlasst, die keine Beziehung zur Knospenlage haben. Endlich kann auch an dem nahezu völlig erwachsenen Blatte der Rand an irgend einer einzelnen Stelle gerollt oder umgeklappt werden, so wird z. B. durch *Diplosis dryobia* an den Eichen ein Blattlappen nach unten flach angeklappt, durch eine unbestimmte *Cecidomyia*-Larve an den Linden kleine Stücken des Blattrandes nach oben gerollt.

Da sich die Parasiten ausnahmslos in der Cavität der Rollen und Falten befinden, so besteht die Gallenbildung hier allgemein darin, dass die dem Parasiten gegenüberliegende Seite ein relativ stärkeres Wachsthum im Verhältniss zu der von ihm berührten Seite erleidet. In den meisten Fällen ist die Flächenausdehnung der Rolle so bedeutend, dass dabei ein absolut stärkeres intercalares Wachsthum der ganzen Blattstelle angenommen werden muss. Ueberdies ist, auch noch zu unterscheiden, ob der zur Galle werdende Theil der Blattfläche zugleich ein Wachsthum in Richtung der Dicke erleidet oder nicht; im positiven Falle sind damit gewöhnlich bemerkenswerthe Gewebeveränderungen verbunden.

A. Ohne Verdickung der Blattmasse. Hier findet nichts weiter statt, als die oben bezeichnete Ungleichheit der Flächenausdehnung des Blattes, welche die Bildung einer Krümmung, Rolle oder Falte zur Folge hat, wobei die im Wachsthume relativ geförderte Seite die aussen liegende convexe ist.

Hierher gehören eine Anzahl Milbengallen, die durch *Phytoptus* verursacht werden. So die oben erwähnten Blattfalten von *Carpinus Betulus*. Ferner Einrollungen der Blattränder an der morphologischen Oberseite bei verschiedenen *Galium*-Arten, besonders häufig bei *Galium Aparine*, wobei die ganze Blattrolle oft zugleich wurm- oder lockenförmig gebogen wird und die concave Oberseite reichlicher Haare bildet, die aber geschlängelt sind und nicht wie die normalen eine hakige Spitze haben.[1])

Ferner sind besonders viele Blattlausgallen hierher zu rechnen. In den meisten Fällen sitzen die Läuse auf der Unterseite der Blattfläche. Die Krümmungen finden also so statt, dass diese Seite concav wird. Bei einfachen Blättern geschieht die Krümmung entweder in der ganzen Ausdehnung der Mittelrippe, so dass das ganze Blatt von der Basis bis zur Spitze sich nach unten zusammenkrümmt, in einem Bogen bis zu einem vollen Kreise. Dabei schlägt sich die Blattfläche oft auch von den Rändern aus mehr oder weniger nach unten, so dass die ganze Unterseite verdeckt werden kann. Solche mit den Seiten nach unten zusammengewickelten Blätter können dann auch durch Krümmungen der Mittelrippe vielfach gewunden und zusammengezogen sein, so dass die damit besetzten Stengel ein ganz verändertes Aussehen bekommen (z. B. am Kirschbaum, an *Spiraea salicina* etc.). Oder es rollt sich nur der Blattrand nach unten. Sehr häufig stülpen sich die mitten in der Blattfläche mit Läusen besetzten Stellen als eine Falte

---

[1]) Ueber Milbengallen, welche hierher und unter die Kategorie B gehören, vergl. auch THOMAS, l. c. 1869, pag. 339 ff., 1872, pag. 466 ff., 1877, pag. 362 ff.

oder ein Buckel nach oben aus, wodurch das Blatt höckerig uneben oder aufgeblasen wird; in den von der Unterseite gebildeten Höhlungen leben die Läuse (z. B. an den Johannisbeeren und an *Viburnum Opulus)*. Diese Aufwölbung der Blattfläche bildet sich vorzüglich zwischen den Hauptrippen des Blattes. Sie kann auch mit den vorerwähnten Krümmungen combinirt sein und in sie übergehen. Bei den zusammengesetzten Blättern betrifft die beschriebene Krümmung die einzelnen Blättchen. Dieselben sind daher bei gefiederten Blättern rückwärts um die Blattspindel geschlagen; letztere kann zugleich von ihrer Spitze aus nach unten eingekrümmt sein, so dass das Blatt ganz zusammengekräuselt wird (z. B. an *Sorbus Ancuparia)*. Bei handförmig zusammengesetzten Blättern können die Blättchen an ihrer Basis durch eine scharfe Krümmung an dem Hauptblattstiele sich herabschlagen (z. B. bei Himbeeren und Brombeeren). Dass die Richtung der Krümmung durch die von den Blattläusen besetzte Blattseite bestimmt wird, zeigt sich deutlich in den seltenen Fällen, wo dieses die morphologische Oberseite ist, die dann auch umgekehrt wie sonst concav wird. So rollen sich die Blätter von *Atriplex latifolia*, wenn jenes der Fall ist, oberseits zusammen. Hierher gehören auch die Blattrollen, welche die *Aphis avenae* an Weizen, Gerste und Hafer erzeugt: die ganze Blattfläche ist unter Concavwerden der Oberseite zu einer langen, dütenförmigen Rolle von bis zu 10 und mehr Spiralwindungen zusammengedreht. Auch in diesen Fällen erleidet die Blattmasse der gerollten oder gekrümmten Theile keine bemerkbare Verdickung und auch die Beschaffenheit des Gewebes bleibt normal. Doch ändert sie sich z. B. bei den oben erwähnten Blattrollen der *Atriplex latifolia* insofern, als kein Pallisadengewebe an der Oberseite sich differencirt, das Mesophyll ein gleichförmiges aus chlorophyllarmen, polyëdrischen Zellen bestehendes Gewebe darstellt.

B. Mit Verdickung der Blattmasse. Hier erscheint die Galle deutlicher als eine Hypertrophie, indem die gerollten Theile der Blattfläche dicker als der übrige Theil sind und eine festere, fleischige oder knorpelige Beschaffenheit annehmen. Sie bilden daher, wenn sie auf eine kurze Strecke des Blattrandes beschränkt sind, Randknoten, und wenn sie sich über einen grösseren Theil des Randes fortsetzen, Randwülste, in die sogar das ganze Blatt aufgehen kann, wenn es sich vollständig bis an die Mittelrippe einrollt. Die Verdickung der Blattmasse beruht sowol auf Vermehrung der Mesophyllzellen, als auch auf Erweiterung sämmtlicher Zellen des Blattgewebes.



Fig. 33. (B. 121.)
Rollung des Blattrandes von *Tilia* durch *Phytoptus*, mit Verdickung der Rollen durch Hypertrophie des Gewebes. o Oberseite, u Unterseite des normalen Theiles der Blattfläche. 50fach vergrössert.

Von Milbengallen gehören hierher z. B. die oben erwähnten Randrollen der Lindenblätter (Fig. 33). Entweder sind nur ein oder wenige Blattzähne eingerollt, so dass kleine Randknötchen entstehen, oder ein grösserer Theil oder selbst der ganze Blattrand bildet einen härtlichen, runzeligen Wulst. Die Blattfläche erreicht hier die doppelte bis dreifache Dicke des normalen Zustandes, die Zellschichten des Mesophylls sind vermehrt, das Gewebe besteht aus grösseren Zellen, der Unterschied des Pallisadengewebes der morphologischen Oberseite ist fast verwischt, die Epidermiszellen der Aussenseite der Rolle sind stark erweitert, während die Epidermis der Innenseite wenig von dem Parenchym verschieden und dünnwandig ist. Da wo der Eingang in die Rolle ist, trägt die Epidermis beider hier befindlichen Blattseiten lange *Erineum*-artige Haare, welche den Eingang verschliessen. *Lysimachia vulgaris* zeigt an den Spitzen der noch nicht blühenden Stengel eine durch die sehr dichte, schön purpurrothe Behaarung ungemein auffallende Deformation. Von den oberen Stengelblättern sind die älteren, grössten nur an der Basis nach unten eingerollt. Mit jedem folgenden Blattpaare geht die Rollung ein Stück weiter am Blatte aufwärts, zuletzt folgt ein Büschel jüngster Blätter, welche total an beiden Rändern zusammengerollt und sammt dem Stengel daselbst gänzlich rothfilzig sind. Die Sprossen, welche aus der Achsel

der oberen Blätter kommen, selbst solcher Blätter, die kaum an ihrer Basis afficirt sind, erscheinen ganz in kleine rothe Stützchen umgewandelt, indem sie ebenso intensiv wie der Gipfeltrieb deformirt sind. Es weist dies alles deutlich auf eine frühe Infection hin zu einer Zeit wo der ganze obere Theil des Stengels noch im Knospenzustand sich befand. Die Missbildung beginnt an den jungen Blättern mit einer vollständigen Einrollung der Ränder bis an die Mittelrippe, oft in mehreren Kreiswindungen, unter Verdickung des Mesophylls. Zugleich findet Röthung der Zellsäfte im ganzen Mesophyll, zum Theil auch in den Epidermiszellen und Haaren statt. Dann beginnt auf der äusseren wie inneren Seite der Rolle vermehrte Bildung von Haaren. Diese sind wie die normalen durch Querwände gegliedert, haben aber viel zahlreichere und stärkere Querwände und Glieder und sind ebenfalls roth gefärbt. Dann erfolgt eine Bildung eigenthümlicher Buckel auf den deformirten Blättern, welche durch faltig-blasige Abhebungen der Epidermis zu Stande kommen. Die letztere dehnt sich an diesen Punkten tangential stärker aus, und zwar sowol in Folge von Theilung als auch von Wachsthum ihrer Zellen; sie bildet so unter sich lufthaltige Hohlräume und ist hier entweder ganz vom Mesophyll getrennt oder hängt nur durch einige armförmige Auswüchse der Mesophyllzellen mit diesen zusammen. Haar- und Faltenbildung findet auch an der Epidermis der Stengelglieder statt. In der gänzlich deformirten Stengelspitze kommt das Wachsthum zum Stillstand. Bisweilen hat die Blüthenbildung schon begonnen. Dann findet eine Art Vergrünung der Blüthenknospen statt, indem namentlich die Corolle in geröthete, filzige, an den Rändern mehr oder weniger rückwärts gerollte Zipfel deformirt wird, die Staubgefässe fehlschlagen oder in rothe Spitzchen sich umwandeln, das Pistill ebenfalls unterdrückt oder missgestaltet, dünner und länger ist.

Von Blattlausgallen seien hier die grossen, blasenförmigen Wölbungen erwähnt, welche *Aphis Crataegi*, Klt., an den Blättern von *Crataegus* hervorbringt. Die Mesophyllzellen sind zu grossen isodiametrischen, mit geröthetem Zellsaft erfüllten Zellen erweitert. Die Epidermis der Unterseite, welche die Concavität bildet, wächst gewöhnlich noch stärker als die ohnedies schon stark intercalar wachsende Blattmasse und hebt sich daher oft von letzterer ab; aber oft suchen auch die angrenzenden Mesophyllzellen mit ihr im Zusammenhang zu bleiben und wachsen daher in lange Schläuche aus, so dass ein schwammig aufgedunsenes Gewebe gebildet wird. — Auch Phylloden erzeugen ähnliche hypertrophirte Blattrollen, z. B. *Psylla Fraxini*, L., an den Eschenblättern, bei denen der Blattrand nach unten gerollt oder die ganze Blattfläche zusammengewickelt ist. Die Adern der Rollen sind geröthet, letztere übrigens selbst bleich. Das Mesophyll ist verdickt, die Epidermiszellen stark vergrössert.

Eine grosse Auswahl hierhergehöriger Cecidien findet sich unter den Dipterengallen. Diese haben alle mehr oder minder hypertrophischen Charakter; sie sind ausnahmslos dicker, fester und härter als die unveränderte Blattfläche. Einen der extremsten Fälle zeigen die von *Cecidomyxa persicariae*, L., an den Blättern von *Polygonum amphibium var. terrestre* veranlassten dicken, fast bleichen, aber rothbäckigen Rollen. Das Mesophyll ist in diesen Theilen bedeutend verdickt, denn es besteht aus mehr Zellenschichten und aus grösseren Zellen als das normale Mesophyll; es ist zu einem mehr gleichförmigen Gewebe geworden, welches keine Pallisadengewebe mehr unterscheiden vielmehr lauter ungefähr isodiametrische Zellen erkennen lässt, welche mässig dicke Membranen, saftreichen Inhalt, spärliches oder fast gar kein Chlorophyll, wol aber geröthete Zellsäfte und viele grosse, luftführende Intercellulargänge haben. Das Gewebe hat daher eine turgescente, schwammige, fleischige Beschaffenheit.

III. Veränderte Blattformen.

Bei einigen *Phytoptus*-Arten besteht die Gallenbildung darin, dass das Blatt einen von seiner normalen Form abweichenden Umriss bekommt, meist im Sinne einer Zusammenziehung oder tieferen Zertheilung der Blattmasse. Auch mit dieser Form kann *Erineum*-Bildung verbunden sein, und wenn die Veränderung sich auf die jüngsten Blätter des Sprosses erstreckt, so ergeben sich Uebergänge zu den unten besonders behandelten Knospendeformationen.

An *Scabiosa Columbaria* bleiben z. B. in diesem Falle die Blattzipfel der gefiederten Stengelblätter so schmal wie die Blattspindel, sind aber nicht verhältnissmässig verkürzt, und zeigen

mehr oder weniger starke Krümmungen, so dass sie cylindrische, wurmförmig geschlängelte oder in Schlangenwindungen sich umrankende Gebilde darstellen, welche gleich der Blattspindel dicht weisswollig behaart sind. Dabei bilden sich auf der Ober- und Unterseite der Zipfel starke höckerförmige Auswüchse, die durch Wucherungen des Mesophylls entstehen und von der Epidermis überzogen sind (Emergenzen). Die Höhe dieser Höcker ist so gross, dass der Querschnitt durch einen Blattzipfel mehrlappig erscheinen kann. Gegen die Stengelspitze nimmt die Deformation der Blätter zu, so dass der Trieb oft in weisshaarige verwickelte Massen endigt und nicht zur Blüthe gelangt.

Aehnliches zeigt *Pimpinella Saxifraga* (Fig. 34). Der schwächste Grad der Galle besteht darin, dass Blattzähne nach oben eingerollt und zu gerötheten Randknoten verdickt sind. Häufig aber verlängert sich ein Stück des deformirten Zahnes zu einem dünnen Körper, so dass der Randknoten entweder auf einem dünnen Stiel sitzt oder an seinem Ende eine feine, lange Franse trägt. Oft zieht sich die Blattmasse des ganzen Blättchens in lauter solche dünne Zipfel zusammen, auch ohne dass jeder derselben eine knotige Verdickung hat. Da nun sämmtliche Blättchen eines Blattes diese Deformation erleiden können, so besteht der stärkste Grad darin, dass an der Blattspindel nur moosartige, verworrene Massen sitzen, an deren Fäden hier und da knotige Verdickungen sich befinden (Fig. 34 B).

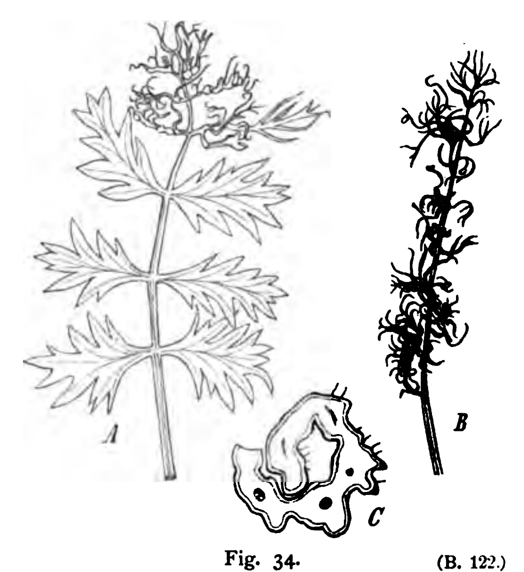


Fig. 34. (B. 122.)

Blattdeformationen durch *Phytoptus* an *Pimpinella Saxifraga*. A ein Blatt, dessen obere Blättchen, B ein solches, dessen sämmtliche Blättchen in feine, zertheilte Zipfel deformirt sind. C Durchschnitt durch eine zusammengerollte Stelle der gekräuselten Blattzipfel. Schwach vergrössert.

Aehnliche Bildungen sind auf anderen Pflanzen zu finden.[1])

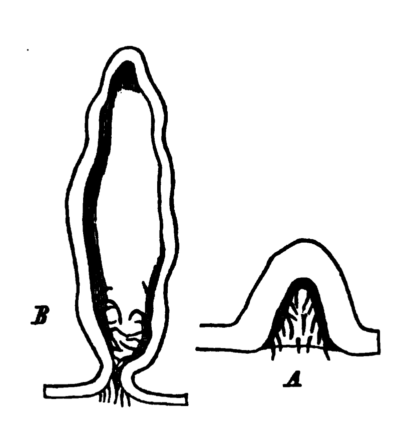
IV. Blasige Auftreibungen der Blätter (Bullositäten), Beutelgallen oder Taschengallen.

Wenn irgend ein Punkt auf der anfänglich normalen Blattfläche durch eine saugende Gallmilbe oder Pflanzenlaus derart inficirt wird, dass daselbst ein abnorm gesteigertes Wachsthum in der Richtung der Blättfläche anhebt, so muss die stärker als ihre Umgebung sich ausdehnende Blattstelle sich ausstülpen und über die Blattfläche in irgend einer Form sich erheben. Ausnahmslos sehen wir dabei die analogen Beziehungen zu dem gallenerzeugenden Thiere, wie bei den Rollen: das Wachsthum findet stets in der Weise statt, dass die von dem Parasiten berührte Seite relativ weniger als die gegenüberliegende sich ausdehnt, so dass sie in die Cavität zu liegen kommt und der Schmarotzer eingeschlossen wird. Die Form, die eine solche Galle einnimmt, ist eine sehr verschiedene und richtet sich nach der Grösse der diese Hypertrophie erleidenden Blattstelle und nach der Art und Intensität des Wachsthumes. Bald ist die Galle nur ein schwacher Eindruck der Blattfläche, der auf der anderen Seite als ein Buckel hervortritt, bald eine grosse Blase, in deren Bildung das ganze Blatt hineingezogen wird, bald ein auf der Blattfläche sich erhebender, scharf abgegrenzter Beutel, der an der entgegengesetzten Seite einen sehr engen Eingang hat.

---

[1]) Vergl. auch THOMAS, l. c. 1877, pag. 360 ff.

1. Unter den Milbengallen *(Acarocidien)* ist diese Form eine der verbreitetsten. Bei den Erineen sind schon die häufigen Vertiefungen der mit Haarfilz bedeckten Stellen erwähnt worden. Viele Arten erzeugen aber wirkliche Beutelgallen, indem der ausgestülpte Theil der Blattfläche, der meist nur ein sehr kleiner Punkt ist, eine beträchtliche Grösse und eigenthümliche Form annimmt, und auf der Blattfläche mit verhältnissmässig kleiner Basis inserirt ist, welcher auf der gegenüberliegenden Seite ein sehr enger Eingang entspricht, der meist noch durch Haarbildung verschlossen ist und in den Hohlraum der Galle führt (Fig. 35), in welchem die Milben, sowie deren Eier und Junge sich befinden. Häufiger ist es die Unterseite, seltener die Oberseite des Blattes, auf welcher die Infection durch die Milben erfolgt und an welcher daher der Galleneingang liegt, so dass die Gallen selbst auf der oberen Blattseite sich befinden. Schon Dugès[1]) hat die Natur der Beutelgallen der Linde richtig erkannt, indem er ihre Entstehung als eine kleine Erhebung auf den Blättern beobachtete, der ein Grübchen auf der Unterseite entspricht, welches sich mit Haaren bedeckt. Thomas[2]) hat dies durch genauere Verfolgung der ersten Entwicklung bestätigt. Nach diesen und meinen Untersuchungen an *Tilia*, *Prunus Padus* und *Acer campestre* ist die Entwicklungsgeschichte dieser Gallen folgende. Sie entstehen an den jungen Blättern, sobald dieselben die Knospe verlassen haben. Der erste Anfang ist eine schwache Vertiefung der Blattmasse an der Unterseite in Form kleiner Punkte, die meist auch dadurch auffallen, dass das Gewebe etwas durchscheinender wird, indem die luftführenden Intercellulargänge des Mesophylls hier enger sind oder verschwinden, sowie dadurch dass die Farbe bisweilen mehr ins Gelbliche spielt oder roth wird, in Folge Röthung der Zellsäfte der Epidermis der Oberseite und der angrenzenden Mesophyllzellen. Eine solche Stelle nimmt oft nur eins der kleinen Areale ein, welche von den Maschen der letzten Nervenverzweigungen eingefasst werden, oder erstreckt sich wol auch über einige solche nebeneinanderliegende Maschen; im ersteren Falle befindet sich nur Mesophyll, im letzteren auch schon einige Gefässbündel in der vertieften Stelle. Selbstredend finden wir auf der Epidermis hier alle normalen Organe, als Spaltöffnungen sowie die meist vielzelligen, knöpfchenförmigen Haare, da diese Organe schon vor dem Beginn der Gallenbildung angelegt sind. Aber schon in diesem ersten Stadium beginnen am Rande der vertieften Stelle einzelne Epidermiszellen papillenartig auszuwachsen, und die Papillen verlängern sich rasch zu *Erineum*-artigen, fadenförmigen Haaren. Diese Haare richten sich schon frühzeitig, zunächst durch ihre verticale Stellung zu ihrer schiefen Ursprungsfläche veranlasst, über die Gallenfläche hin, so dass sie alle gegen das Centrum des Eingangs zur Gallenhöhlung hin convergiren und die zunächst flache Vertiefung zeitig ausfüllen. Die Ausstülpung der Blattfläche hat ihren Grund in einem hier local gesteigerten Flächenwachsthum der Blattmasse, letztere muss, da die umgebenden Partien die stärkere Ausdehnung in der Richtung der ebenen Fläche nicht gestatten, eine Wölbung annehmen. Dass dabei sich die Concavität stets an der von den Milben inficirten (unteren) Seite bildet, erklärt sich genügend aus dem Umstande, dass die Epidermis dieser Seite zuerst die stärkere Flächenausdehnung erleidet und mithin, weil sie mit dem darunterliegenden Gewebe verwachsen ist, sich in dasselbe eindrücken muss, da sie sich nicht von demselben abheben und nach aussen stülpen kann. Die Theilung der Epidermiszellen, die zu diesem Wachs-



(B. 123.) Fig. 35.

Beutelgallen des *Phytoptus* auf den Blättern von *Prunus Padus* im Längsdurchschnitt. A junges Stadium als Ausstülpung der Blattfläche nach oben, das Innere mit Haaren bekleidet. 60fach vergrössert. B erwachsener Zustand; in Folge des Scheitelwachsthums ist der mit Haaren ausgekleidete Theil zum Untertheil geworden. 20fach vergrössert.

---

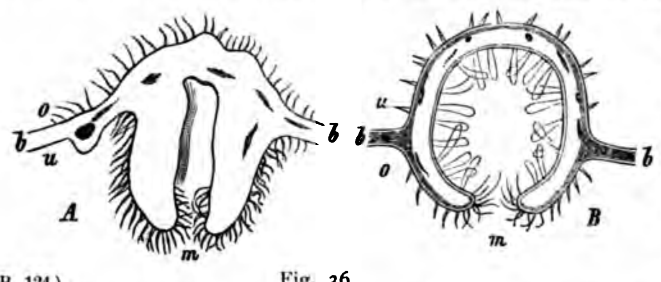
[1]) Recherches sur l'ordre des Acariens. Paris 1834.

[2]) l. c. 1872, pag. 195—202.

thum führt, lässt sich auch an diesen Stellen erkennen, und THOMAS hat darauf aufmerksam gemacht, dass die Zellen bisweilen gegen die Tiefe der Einsenkung hin, in welcher noch keine Haare sich befinden, gereiht stehen, was die in dieser Richtung vor sich gegangene Theilung derselben anzeigt. Das sind die einzigen wirklichen Thatsachen, die wir über die erste Entstehung der Beutelgallen kennen. Die sogen. Theorien dieser Gallenbildung, wonach die von den Milben einseitig angesogenen strotzenden Zellen nach dem Principe des SEGNER'schen Wasserrades durch die Rückwirkung des einseitig verminderten Druckes nach der entgegengesetzten Seite hin zurückweichen, u. s. w. sind vorläufig nichts als Speculationen, die nicht einmal den factischen Thatsachen gerecht werden, denn eine Ausstülpung des Blattes, wie sie hier vorliegt, kann niemals durch ein Auswachsen der Epidermiszellen nach hinten zu Stande kommen, sondern muss durch Theilung und Wachsthum der Zellen in Richtung der Blattfläche, d. h. rechtwinkelig zur Richtung, in welcher die Milben saugen, geschehen. Nach der Anlegung der Beutelgalle erfolgt ein Wachsthum derselben, durch welches sie ihre definitive Grösse und Gestalt erhält. Hierbei haben wir zu unterscheiden a) Scheitelwachsthum, b) intercalares Wachsthum, c) Dickenwachsthum der ausgestülpten Blattfläche oder der Gallenwand. Wie die erste Entstehung der Galle darauf beruht, dass an einem Punkte verstärktes Flächenwachsthum herrscht, welches rings um diesen Punkt rasch abnimmt, so erhält sich auch weiterhin im Scheitel des Beutels eine Region stärksten Wachsthums, durch welches die allmähliche Erweiterung und das Höherwerden desselben vorwiegend mit bewirkt wird. Bewiesen wird diese Art des Wachsthums erstens dadurch, dass im Scheiteltheile der Gallen das Gewebe aus kleineren, in lebhafter Theilung begriffenen Zellen besteht und erst mit dem Abschlusse des Wachsthums auch diese Zellen die Grösse derjenigen der unteren Theile annehmen, und zweitens durch das Verhalten der Behaarung auf der Innenwand der Beutel. Bei *Prunus Padus* zeigt die junge, erst $^1/_2$ Millim. lange Beutelgalle auf ihrer ganzen Innenwand bis an den Scheitel Haare, die nach dem Eingang hin gerichtet sind (Fig. 35 A). Die erwachsene 3 Millim. lange Galle dagegen zeigt innerlich nur etwa in ihrem unteren $^1/_2$ Millim. langen Theile Behaarung (Fig. 35 B), der übrige kahle Theil muss also einem späteren Wachsthum seine Entstehung verdanken. Bei den nagelförmigen Gallen der Linde ist während der Entwicklung nur der untere Theil der Innenwand behaart, weiter nach oben trifft man immer jugendlichere Haare, zuletzt nur papillenartige Anfänge, und die ganze obere Hälfte ist kahl. Mit der Verlängerung der Galle schreitet auch die Haarbildung acropetal weiter, und wenn endlich der Scheiteltheil der erwachsenen Galle den ausgebildeten Zustand seines Gewebes erlangt hat, erscheinen auch in ihm die Haare. Offenbar erhält die Galle hauptsächlich durch den Gang dieses Scheitelwachsthums und durch das Verhältniss desselben zum intercalaren Wachsthum ihre eigenthümliche Gestalt: sie wird zu einem langen, spitzen Beutel, wenn das Scheitelwachsthum lange gleichmässig fortdauert *(Tilia)*, sie wird zu einem gelappten oder korallenartigen Auswuchse, wenn sich neue secundäre Vegetationspunkte mit gefördertem Wachsthum bilden (manche Gallen auf *Acer)*, oder bildet einen mehr gleichmässig gerundeten Sack, wenn das Scheitelwachsthum das übrige intercalare Wachsthum nicht übertrifft (die gewöhnliche Form auf *Acer)*. Zur Vergrösserung der Galle trägt immer auch ein intercalares Wachsthum bei, welches unabhängig von demjenigen des Scheitels in den übrigen Theilen der Wand fortdauert. Dies folgt daraus, dass die Grösse der Zellen in diesen Theilen, so lange die Galle noch nicht erwachsen ist, auch noch nicht ihr Maximum erreicht hat. Besonders dienen zu diesem Vergleich die elliptischen Epidermiszellen der Innenwand der Gallen von *Acer*. In der unteren Hälfte einer erst $^1/_2$ Millim. langen Galle sind diese Zellen 0,022 Millim., in einer 3 Millim. langen Galle ungefähr 0,06 Millim. lang. Durch das intercalare Wachsthum wird ausser der Länge auch der Umfang der Gallen vergrössert. Besonders stark geschieht dies bei den sackförmig erweiterten. Daran nimmt meist die Basis der Galle nicht Theil; dieselbe bleibt stielartig eingeschnürt. Endlich findet auch ein Dickewachsthum der Gallenwände statt: die Zellenschichten, aus denen die Blattfläche anfangs bestand, werden vermehrt, bei den einzelnen Gallenarten in verschiedenem Grade unbedeutend. Nur wird die Gallenwand dicker als die normale Blattfläche ist, nur z. B. bei *Prunus Padus*, um das Zwei- bis Dreifache bei *Tilia*, um das Mehrfache bei den knötchenförmigen Gallen von *Salix*, die dadurch zu parenchymatischen Körpern mit ganz engem Innenraume verdickt werden. Die Verdickung kommt auf Rechnung des Mesophylls. Sie beginnt immer schon unmittelbar nach der ersten Anlage der Galle, so dass die

nur schwach vertiefte Stelle der Blattfläche schon ansehnlich sich verdickt, ehe noch das eigentliche Scheitel- und intercalare Wachsthum ihren Anfang genommen haben. Die Wand der Galle nimmt auch einen von der normalen Blattfläche verschiedenen anatomischen Bau an. Das Gewebe besteht aus einem ziemlich gleichförmigen, chlorophyllarmen, meist mit gerötheten Zellsäften versehenen Parenchym mit mässig dicken Zellmembranen und engen Intercellulargängen, daher von fester, fleischiger bis knorpeliger Beschaffenheit. Bei *Tilia* kommen die dem Parenchym dieser Pflanze eigenen Gummizellen auch in diesem Gewebe vor. Die Epidermis der Innenwand besteht aus in der Längsrichtung der Galle gestreckten Zellen und hat keine Spaltöffnungen,[1]) obgleich sie der Unterseite des Blattes entspricht und aus ihr entstanden ist; Haare bilden sich entweder nur im unteren Theile nahe der Mündung oder auf der ganzen Innenwand d die Galle ist dann mit fadenförmigen Haaren erfüllt *(Tilia)*. In dem Parenchym der Gallenwand entstehen auch Fibrovasalstränge, welche mit denen der benachbarten Blattfläche im Zusammenhang sind.

Es müssen zwei Arten von beutelförmigen Acarocecidien unterschieden werden. a) Beutelgallen ohne Mündungswall, wozu die Mehrzahl gehört. Der Eingang zur Galle entspricht dem Rande der anfänglichen Ausstülpung und liegt in der Ebene der Blattunterseite, selbst dann, wenn die Wandverdickung sich bis auf die in der Blattfläche ruhende Basis der Galle erstreckt. Der Galleneingang ist stets ringsum mit sehr dichtstehenden, ziemlich steifen, fadenförmigen, nach dem Ende hin zugespitzten Haaren bekleidet, welche alle nach aussen gerichtet sind und etwas hervorragen. Nach innen setzt sich die Behaarung ein Stück weit fort, und auch diese Haare sind alle gegen den Galleneingang hin gekrümmt. Letzterer wird dadurch völlig verstopft, und diese Vorrichtung scheint geeignet, dem Wasser sowol wie fremden, unberufenen Gästen den Eintritt in die Galle zu erschweren. b) Beutelgallen mit Mündungswall. Von den Rändern des Galleneinganges aus wächst die Blattmasse über diesen wie eine Ueberwallung empor, indem das gesammte Mesophyll hier in eine üppige Gewebewucherung übergeht, die sich gleichsam wie ein neues Stück Blattfläche hier ansetzt. Es sieht also aus, als wäre die Blattfläche hier verdoppelt; der eine Theil ist die geschlossene Ausstülpung, der andere ist der Mündungswall. Die Galle springt also an beiden Blattseiten vor (Fig. 36). Der Mündungswall ist in der Mitte durch den Eingang zur Galle unterbrochen, und dieser zeigt den gewöhnlichen Haarbesatz. Bei der Entstehung dieser Gallen bildet sich der Mündungswall zuerst, und darnach erhebt sich die Ausstülpung der Blattfläche. Bei den hierher gehörigen Gallen der Weidenblätter (Fig. 36 A) stellt sogar der Mündungswall den grössten Theil der Gallenwand dar, die daher auf der Unterseite des Blattes steht, während die Ausbuchtung an der oberen Blattseite nur einen schwachen Höcker darstellt. Der Innenraum dieser sehr dickwandigen Galle ist nur ein enger, bisweilen etwas verzweigter Gang zwischen den Parenchymmassen; es werden die von den Milben besetzten Stellen durch die Wucherung des Gewebes gleichsam überwallt. Es ist dies also die von dem gewöhnlichen Typus abweichendste Form. Eine andere Abweichung zeigen die mit Mündungswall versehenen Beutelgallen von *Prunus spinosa* (Fig. 36 B). Bei diesen liegt der loch- oder spaltenförmige Eingang an der Oberseite des Blattes und ist hier von einer Ueberwallung gebildet; die buckelförmige Ausstülpung liegt auf der Unterseite des Blattes. Die Wand der Galle, Ausstülpung und Mündungswall sind fast dreimal dicker als die normale Blattfläche und von fast knorpelartiger Festigkeit.



(B. 124.) Fig. 36.

Beutelgallen mit Mündungswall, von *Phytoptus* verursacht, im Durchschnitte; A vom Blatte von *Salix Caprea*, B von demjenigen der *Prunus spinosa*. bb normaler Theil der Blattfläche, o Ober-, u Unterseite des Blattes, m Galleneingang.

[1]) Vergl. auch die übereinstimmende Angabe von THOMAS, Bot. Zeitg. 1872, pag. 288.

Bemerkenswerth ist der anatomische Bau dieser Gallenwände mit Beziehung auf die morphologischen Blattseiten. Aus der Blattfläche setzen sich Parenchym und Gefässbündel sowol in die Ausbuchtung als auch in den Mündungswall fort. Von dem Parenchym ist nur eine dünne Schicht unter der Epidermis der äusseren Oberfläche der Gallenwände durch Chlorophyll grün gefärbt, der übrige Theil fast chlorophylllos; die ganze Epidermis der Innenseite ist mit sehr grossen, keulenförmigen, dünnwandigen Haaren besetzt, während die Aussenfläche der ganzen Galle kurze, kegelförmige, dickwandige Haare hat, die an der Mündung etwas länger und zahlreicher sind und hier den gewöhnlichen Mündungsbesatz bilden. Alles dieses bezieht sich gleichmässig auf die Ausstülpung und den Mündungswall; der Bau dieser Theile ist also gleichsinnig in Bezug auf die Galle orientirt, unabhängig von dem morphologischen Charakter hinsichtlich ihrer Abstammung von der Blattfläche.

Der Winteraufenthalt dieser Milben ist wahrscheinlich derselbe, wie bei den bisher besprochenen. Im Frühjahr kriechen sie sogleich an die sich öffnenden Knospen. Bei der Erzeugung der Gallen befinden sie sich nach THOMAS' Annahme von Anfang an auf derjenigen Stelle des Blattes, welche sich zur Galle umwandelt. Für die erwähnten Gallen auf *Salix Caprea* kann ich dies bestätigen, hier wird eine oder mehrere Milben von der im Umkreise sich erhebenden Gewebewucherung gleichsam überwallt. Für alle Beutelgallen scheint dies aber nicht zuzutreffen: die von *Acer* fand ich anfangs leer, so viele ich ihrer auch untersuchte; erst zu einer gewissen Zeit scheint hier die Einwanderung zu erfolgen, denn später finden sich Milben und deren Eier reichlich darin.

Wenn Beutelgallen in sehr grosser Anzahl auf einem Blatte sich bilden, so kann dasselbe dadurch ganz verkrüppeln, und dieser Grad ist für das Laub nachtheilig. Da der ganze Spross das Invasionsgebiet der Milben ist, so kann an einzelnen Zweigen dadurch eine Laubbeschädigung eintreten.

2. Pflanzenläuse sind ebenfalls Erzeuger der in Rede stehenden Gallenformen. Die Rüstergallenlaus *(Tetraneura ulmi)* erzeugt an der Oberseite der Blätter der Rüstern stehende, bis bohnengrosse, meist dunkelrothe, kahle oder schwach behaarte Gallen von unregelmässig ei- bis keulenförmiger, oft etwas gekrümmter Gestalt. Es sind beutelförmige Ausstülpungen der Blattfläche, die daher auf der Unterseite des Blattes ihren Eingang haben, welcher als eine mit weissem Haarfilz bekleidete Vertiefung kenntlich ist, der untere Theil der Galle ist stielförmig verdünnt, die Höhlung hier zu einem Kanal verengt, der durch Haarfilz verstopft ist. Im Innern des hohlen Beutels leben die Läuse. Die Wand der Galle ist im Vergleich mit der normalen Blattfläche abnorm verdickt und von ziemlich fester, fleischiger Beschaffenheit. Die Zellenschichten der Mesophylls sind nämlich vermehrt und bestehen aus gleichartigen, ziemlich isodiametrischen, chlorophyllarmen Zellen, deren Saft gewöhnlich gleich dem der Epidermis der Galle geröthet ist. Fibrovasalstränge verlaufen im Gewebe zahlreich in allen Richtungen der Oberfläche und mit einander anastomosirend. Die Epidermis der Innenseite der Galle, die der normal spaltöffnungsreichen Epidermis der unteren Blattseite entspricht, ist gänzlich ohne Spaltöffnungen. Der erste Anfang der Galle ist bald nach der Entfaltung der Knospen als ein gelblichgrüner oder röthlicher Flecken zu erkennen, in welchem schon eine Verdickung der Blattmasse beginnt, indem die Mesophyllzellen sich theilen, wobei sie weniger Chlorophyll bilden und oft ihren Zellsaft röthen. Wenn dann die Ausstülpung der Blattstelle erfolgt, so tritt zugleich die stärkere Haarbildung in der vertieften Stelle ein. Während sich die Vertiefung durch weiteres Wachsthum zur Aussackung steigert, fährt zunächst noch die ganze Innenfläche in der Haarbildung fort. Das weitere Wachsthum geschieht nun derartig, dass während die Basis in der Ausdehnung nachlässt und den engen stielartigen Eingang bildet, der obere Theil sich nach allen Richtungen stärker vergrössert und zum Hauptkörper der Galle wird; daher werden jetzt auch die Haare auf der Innenwand nach oben hin immer spärlicher. Später springen die Gallen an irgend einer Stelle nahe der Spitze, oder nahe der Basis, mit einer Spalte klaffend auf, wobei augenscheinlich Gewebespannungen des sehr turgescenten Gewebes eine Rolle spielen. Sehr oft ist das Blatt mit vielen Gallen beinahe ganz bedeckt. Bilden sich dergleichen am ganz jungen Blatte, so bleibt dieses in seinem Wachsthum so beschränkt, dass nur wenige Gallen auf ihm Platz haben. An manchen Zweigen sind die Triebe fast auf allen Blättern damit behaftet. Die starke Massenproduction bewirkt, dass solche Zweige von ihrer Last niedergezogen werden, ein

sprechender Beweis für die Hypertrophie und den localen Substanzverlust, der durch diese Gallenbildung bewirkt wird.

Schizoneura lanuginosa, HARTIG, bringt an den Ulmen die grossen blasenförmigen unregelmässig höckerigen, gewölbten und gefurchten, fein sammethaarigen, blassen oder röthlichen Gallen hervor, welche bis 5 Centim. Durchmesser erreichen. Dies sind die höchsten Leistungen eines Blattes in der Erzeugung einer blasenförmigen Galle durch Ausstülpung. Wenn das Blatt noch ziemlich klein ist, bekommt es in der Nähe seiner Basis neben der Mittelrippe eine Ausstülpung, deren Concavität die Unterseite des Blattes ist, wo die Läuse sitzen. Durch excessives Wachsthum vergrössert sich dieselbe rasch und nimmt eine Grösse an, die das Blatt, an welchem sie sitzt, um das Mehrfache übertreffen kann. Denn das letztere vergrössert sich dann nicht weiter und findet sich an der Basis der Blase als ganz kleines, meist zurückgeschlagenes Blättchen oder ist wol auch ganz verkümmert. Das nächstfolgende Internodium ist gewöhnlich verkürzt, gleichgültig, ob es ein normales oder, wie gewöhnlich, ebenfalls ein blasig deformirtes Blatt trägt. Bisweilen vereinigen sich daher mehrere Blasen, wobei der junge Spross dass Bindeglied zwischen den einzelnen Theilen darstellt. Bemerkenswerth ist, dass in der Epidermis der Aussenseite Spaltöffnungen vorkommen, die der normalen Blattoberseite fehlen, und das auch auf der Innenseite, wiewol viel spärlicher, solche vorhanden sind. Die Gallenwand ist zwar nicht merklich dicker als die normale Blattmasse, aber aus gleichförmig parenchymatischem Gewebe, ohne Differenzirung von Pallisadenzellen gebildet.

Die Galle von *Pemphigus bursarius*, L., an den Blättern von *Populus nigra* und *pyramidalis* ist eine neben der Mittelrippe befindliche grosse, längliche, rothgefärbte Blase, deren spaltenförmiger, durch lippenförmige Ränder geschlossener Eingang an der Unterseite des Blattes liegt, und welche durch ausserordentlich starke, auf Vermehrung der Zellenschichten beruhende Verdickung der Blattmasse (um das 3- bis 4fache der normalen Blattdicke) eine feste, saftigfleischige, fast knorpelige Beschaffenheit annimmt, wobei das Mesophyll gleichmässig aus rundlichen, chlorophyllarmen Zellen besteht, und die Epidermis der Innenseite (morphologische Unterseite) spaltöffnungslos und mit kurzen mehrzelligen Haaren besetzt ist. Die Galle entsteht sogleich nach Austritt des Blattes aus der Knospe als eine Falte. — Eine morphologisch andere, schon nicht mehr streng hierher gehörige Galle sind die pfropfenzieher- oder lockenförmig gewundenen Verdickungen der Pappelblattstiele, welche von *Pemphigus affinis*, KALT., bewohnt sind. Der bandartig verbreiterte, concav werdende und fleischigverdickte Blattstiel beschreibt ungefähr zwei Spiralwindungen, wobei die Ränder sich dicht aneinander legen, ohne zu verwachsen.

Ueber die Lebensweise dieser Gallläuse steht soviel fest, dass sie in den Gallen sich vermehren, dass die Nachkommen nach mehrmaligen Häutungen Flügel bekommen und dass die geflügelten Thiere die Galle verlassen, um (vielleicht durch Geschlechtsakt) die Wintergeneration zu erzeugen, welche auf den Nährpflanzen überwintert und im Frühjahr die sich öffnenden Knospen aufsucht. Nach KESSLER[1]) überwintern die *Tetraneura ulmi* und andere auf Ulmen gallenbildenden Läuse nicht an den jüngeren Zweigen, sondern zwischen den rissigen Rindentheilen des Stammes und der älteren Aeste.

Auch die Gallen, welche die Reblaus (s. unten) an den Blättern des Weinstockes hervorbringt, gehören in diese Kategorie, denn sie entstehen als Eindrücke der Blattsubstanz von der oberen Seite aus und werden zu Ausstülpungen, die an der entgegengesetzten Seite in Form kleiner gerötheter Warzen erscheinen. Sie haben an der Oberseite des Blattes eine kleine Spalte, die mit steifen Borsten gesäumt ist, durch welche der Eingang verschlossen wird.

V. Knospenanschwellungen und Triebspitzendeformationen.

Die Missbildung betrifft den Spross im Knospenzustande, die End- oder die Seitenknospen, und zwar Winterknospen der Holzgewächse oder Triebspitzen von Kräutern oder Blüthenstände, und besteht darin, dass die Knospen- oder Sprossachse sich nicht streckt, kurz bleibt, aber oft mehr oder weniger sich

[1]) Lebensgeschichte der auf *Ulmus campestris* vorkommenden Aphiden-Arten etc. Jahresber. d. Ver. f. Naturk. Cassel 1878.

verdickt, und dass eine überhäufte Bildung dicht aufeinanderliegender Blätter eintritt, welche meist hochblattartige Form annehmen, nämlich zu breiten und verdickten und meist vergrösserten, oft auch mit reicher Haarbildung oder mit Emergenzen bedeckten Schuppen werden, so dass die deformirte Knospe an Volumen zunimmt, einen Blätterknopf oder dichten Blätterschopf oder eine Blätterrose darstellt. In den Zwischenräumen zwischen den Blättern und der Achse leben die Gallmilben, Pflanzenläuse oder Fliegenlarven, welche die Erzeuger solcher Gallen sind.

I. Zwei oder mehrere der letzten Blätter sind zu einem hülsenförmigen Gehäuse aneinander gelegt. Diese Gallenform wird von Gallmücken erzeugt, besonders bei gegenständiger Blattstellung, wo sich die obersten zwei opponirten Blätter ziemlich genau aufeinanderlegen und ein Gehäuse oder eine Tasche bilden. Solches bewirkt z. B. *Cecidomyia Veronicae*, VALL., an *Veronica chamaedrys* und *montana*, wo die beiden Blätter ihre normale Grösse nicht erreichen, sich aber stärker verdicken als die gesunden und sich mit einem *Erineum*-ähnlichen Haarfilz bedecken. Der eingeschlossene Vegetationspunkt des Triebes bleibt unentwickelt.

II. Zahlreiche zusammengedrängte Blätter der verkürzt bleibenden Achse bilden eine angeschwollene Knospe, einen Blätterknopf oder eine Blätterrose. Diese Gallenform finden wir sehr verbreitet bei Gallmilben, Pflanzenläusen und Gallmücken, sowol an Kräutern, wie an Holzpflanzen, und in grosser Mannigfaltigkeit hinsichtlich der Form, in welcher dabei die Blätter umgewandelt werden.

1. Unter den hierher gehörigen Milbengallen sind die deformirten Knospen von *Corylus Avellana* besonders bemerkenswerth. Statt zu den gewöhnlichen Winterknospen sich auszubilden schwellen manche Knospen zu fast kugelrunden, bis 8 Millm. dicken Körpern an, welche von bedeutend vergrösserten Knospenschuppen bedeckt sind (Fig. 37 A). Ein stark entwickeltes Achsenorgan trägt zahlreiche, dicht um einander stehende Blätter. Die äusseren sind die vergrösserten Knospenschuppen, und darauf folgen die ebenfalls vergrösserten Nebenblätter (denen morphologisch die Knospenschuppen bei *Corylus* äquivalent sind); aber die zu ihnen gehörigen Laubblätter werden hier nicht ausgebildet. Ausserdem finden sich zwischen den Blattorganen bisweilen Anlagen von Seitenknospen, welche normal an diesen Stellen nicht entwickelt werden. Die Innenfläche der Knospenblätter und, mit Ausnahme der äussersten auch die Aussenfläche



Fig. 37. (B. 125.)

Knospendeformation von *Corylus Avellana* durch *Phytoptus*. A ein Winterzweig mit zwei angeschwollenen Knospen und einer normalen Winterknospe. B Stück eines Querschnittes durch ein umgewandeltes Blatt aus dem Innern der Knospenschwellung; a die Aussen-, i die Innen- oder morphologische Oberseite des Blattes. Zwischen dem innersten Gewebe, in welchem Fibrovasalstränge verlaufen, und der Epidermis befindet sich eine helle, mehr meristematische Gewebezone. Durch Wucherungen dieser und der darüber gehenden Epidermis (also als Emergenzen) entstehen, besonders auf der Innenseite, eine Menge Auswüchse. m Milbe, o o o Milbeneier. 100fach vergrössert.

derselben, diese jedoch im schwächerem Grade, ist dicht besetzt mit eigenthümlichen, warzen- bis korallenförmigen, kleinen Auswüchsen, die durch Wucherungen des Mesophylls entstehen, über welche die Epidermis hinweggeht, die also den Charakter von Emergenzen haben. Sie bestehen anfangs nur aus Parenchym; eine äussere hellere Zone desselben bleibt kleinzellig und theilungsfähig, eine innere bekommt lufthaltige Intercellulargänge und schwachen Chlorophyllgehalt; späterhin treten in die grösseren derselben auch Gefässbündel ein. An der Aussenseite der Schuppen kommen ausserdem die gewöhnlichen Haarbildungen vor. In den Lücken zwischen den zahlreichen Erhabenheiten finden sich die Milben und ihre Eier in Menge. Die Knospe nimmt diese Ausbildung während des Sommers an und ist im Herbst vollständig entwickelt. Sie verharret in diesem Zustande, die Milben bergend, den Winter über. Im Frühling bemerkt man wol noch ein weiteres Anschwellen dieser Knospen und ein Auseinanderweichen ihrer Blätter an der Spitze; aber es wächst kein grüner Blättertrieb aus ihnen hervor. Bald nachdem die normalen Knospen ausgetrieben haben, vertrockenen die deformirten allmählich; ich sah die Milben um diese Zeit schaarenweise auswandern auf die neuen Triebe; hier begeben sie sich nach den ganz jungen Anlagen der Achselknospen der Laubblätter und dringen bis an deren Vegetationspunkt vor, worauf sogleich die stärkere Entwicklung der befallenen Knospen beginnt.

Ein Beispiel von Triebspitzendeformation an krautartigen Pflanzen, durch Milben verursacht, liefern die seit langer Zeit bekannten, sehr häufigen weisswolligen Knöpfe an den Stengelspitzen von *Thymus serpyllum*. Hier sind die obersten Laubblätter an den verkürzt bleibenden Internodien der Stengel in kürzere, aber etwas breitere, fast kreisrunde, etwas dickere Schuppenblätter umgewandelt und schliessen zu einem Knopf zusammen. Die Aussenseiten der Blätter sind mit *Erineum*-artigem Haarfilz bekleidet, der sich gewöhnlich schon an dem nächstvorhergehenden, vom Knopfe etwas entfernt stehenden Blattpaare zeigt

2. Von Pflanzenläusen wäre als Erzeuger hierhergehöriger Gallen zu nennen erstens eine *Psylla*, welche die Triebspitzen von *Cerastium triviale* und *arvense* in rundliche, 1 bis 2 Centim. dicke Blätterschöpfe verwandelt, welche aus verkürzten Internodien und dicht beisammenstehenden, aufrecht angedrückten, breit eirunden, oft bauchig gewölbten Blättern (entweder umgewandelten Laubblättern oder Deckblättern oder Kelchblättern, je nach der Region des Stengels, welche durch den Parasiten befallen wird) besteht, und zweitens die *Livia Juncorum*, LATR., welche die grösste bekannte Galle dieser Art erzeugt. An *Juncus lamprocarpus* wird dadurch entweder die Inflorescenz oder der ganze vegetative Haupttrieb in eine Blätterquaste umgewandelt, welche bis 5 Centim. dick und bis 8 Centim. lang sein kann. Die Achse bleibt verkürzt, die Laubblätter, beziehendlich die Deckblätter, welche daher dicht über einanderstehen, bekommen einen mächtig entwickelten, bis 5 Centim. langen Scheidentheil, während die Lamina in allen Graden bis zur Verkümmerung kürzer wird. In den Achseln der Scheiden tritt Sprossung auf, indem in ihnen je ein secundärer, quastenförmiger Spross sich entwickelt. Wenn der ganze Haupttrieb deformirt ist, so steht die grosse Blätterquaste unmittelbar über der Erde oder auf einem nur wenige Centimeter hohen Halme. Zwischen den Scheiden befinden sich die Larven und die geflügelten Thiere.

3. Cecidomyiengallen dieser Art giebt es sowol an Holzpflanzen wie an Kräutern. Zwischen den Blättern im Mittelpunkte dieser Gallen befindet sich die Fliegenlarve; und letztere verwandelt sich auch meist an diesem Orte. Es kommen hier sowol Blätterknöpfe vor, gebildet aus vielen kürzeren, aber breiteren Blättern (was besonders bei schmalblätterigen Pflanzen hervortritt, wie bei *Linum, Galium, Euphorbia, Cyparissius* etc.), als auch Blätterrosen, wie die durch *Cecidomyia rosaria*, H. LW., an vielen Arten von *Salix* erzeugten sogen. Weidenrosen, welche einen verkürzten Laubspross darstellen, dessen Blätter nur mit ihren verbreiterten und verdickten Basen die Galle bilden, während die kurzbleibenden Blattflächen abstehen und ein rosenartiges Gebilde darstellen.

III. Auf Vergrösserung und Vermehrung der Deckblätter etc. beruhende Deformation des Blüthenstandes.

Hierher gehören namentlich die von einem *Phytoptus* bewohnten mächtig vergrösserten Blüthenköpfe von *Artemisa campestris*, die in allen Grössen bis zu 12 Millim. Durchmesser vorkommen; sie haben ein entsprechend grösseres Receptaculum und bestehen fast nur aus zahl-

reichen, mehrmals grösseren Involucralblättern. — An *Carduus acanthoides* fand Löw[1]) die von *Phytoptus* bewohnten Blüthenköpfchen vergrünt: die Involucralblätter normal, die Achsen verkümmert und den Pappus in grüne Blättchen verwandelt.

IV. Auf hochgradiger Verzweigung und auf vermehrter Blattbildung in verringerter Grösse beruhende Knospendeformationen.

Zur Erläuterung dieser Gallenform mögen die von *Phytoptus* verursachten wallnuss- bis faustgrossen Auswüchse an den Zweigen von *Salix babylonica* dienen, welche aus lauter kleinen Blättchen und Höckerchen bestehende, blumenkohlähnliche Massen bilden. Die Missbildungen entstehen aus einer Knospe und entsprechen also einem ganzen diesjährigen Triebe. In einem schwächsten Grade der Verbildung ist dieser Trieb wirklich entwickelt, aber meist viel dicker als gewöhnlich und verhältnissmässig wenig verholzt, er trägt auch normale, doch oft etwas rückwärts gekrümmte Blätter, aber in den Achseln jedes dieser Blätter ist sofort eine profuse Knospenbildung hervorgebrochen. Dieselbe besteht aus einer verkürzten aber sehr verbreiterten, daher bisweilen fast hahnenkammförmigen Achse, die mit lauter kleinen, linealischen, spitzen Blättchen besetzt ist, von denen fast jedes sogleich wieder axilläre Sprossung treibt, was sich dann in immer weiteren Graden ins Grenzenlose wiederholt. In diesem korallen- oder blumenkohlartigen Gewächs kann man zwischen Blatt- und Stengelorgan kaum einen Unterschied finden; Durchschnitte durch den Rand desselben zeigen eine Menge auseinander hervorkommender Meristemhöcker, lauter kleine Vegetationspunkte, durch welche das Knospengewächs immer grösser wird. Im stärksten Grade der Deformation werden auch schon die Laubblätter des Triebes zu jenen kleineren hochblattartigen Gebilden, und da die Internodien des Triebes kürzer bleiben, so grenzen die einzelnen Knospenwucherungen desselben unmittelbar an einander, und der ganze Trieb ist zu einem länglichen, unförmigen Klunker deformirt. Alle Theile der Galle sind mit reichlicher Haarbildung bekleidet, ohne gerade dadurch weisshaarig zu werden. Zwischen den Wucherungen findet man den *Phytoptus*. Vielleicht kann auch aus den Kätzchen dieselbe Deformation hervorgehen. — Aehnliche Klunkerbildungen, durch *Phytoptus* verursacht, kommen an Pappeln, an den Blüthenständen der Eschen, an *Galium saxatile, sylvestre* etc. vor.

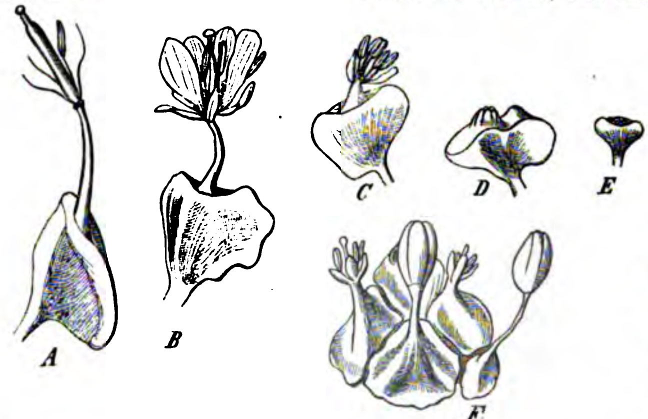
V. Bleiche, ananasförmige Knöpfe (Ananasgallen), entstanden durch starke, meist schwammige Auftreibung aller Blüthenstiele einer jungen Traube oder aller Blattbasen einer Triebspitze.

Eine derartige Galle erzeugt *Cecidomyia Sisymbrii*, SCHRK., an den Blüthentrauben mehrerer Cruciferen, besonders von *Nasturtium sylvestre, palustre* und verwandten Arten. Die Bildung der Galle beruht auf einer Veränderung sämmtlicher Blüthenstiele einer Traube. Dieselben bekommen etwas oberhalb ihrer Basis eine mächtige Gewebewucherung in Form eines weissen, schwammigen Körpers, der wie eine sehr breite und dicke Krempe den Blüthenstiel umgiebt. Nach unten verschmälert sie sich allmählich in die dünne Basis des Stieles, nach oben setzt sie plötzlich ab, eine ungefähr rhombische Rückenfläche bildend, aus deren Mitte der übrige Theil des Blüthenstieles in normaler Gestalt sich erhebt um an seiner Spitze die unveränderte Blüthe zu tragen. In je frühzeitigerem Entwicklungsstadium aber der Blüthenstiel von dem gallenbildenden Einflusse getroffen wird, ein desto grösserer Theil desselben wird in die Geschwulstbildung hineingezogen, und an ganz jugendlichen Blüthen wird der hier noch äusserst kurze Stiel, mit Ausnahme der stets dünn bleibenden untersten Basis gänzlich schwammig aufgetrieben, so dass auch die Blüthe unterdrückt bleibt. In Fig. 38 A—E sind verschiedene derartige Umwandelungsformen dargestellt. Die stärkst deformirten findet man im oberen Theile der Galle, weil die obersten Blüthen der Traube die jüngsten sind. Die Anschwellung rührt her von einer Hypertrophie des Parenchyms des Blüthenstieles, die aber weniger in einer Vermehrung, als vielmehr nur in einer ungeheuren Vergrösserung der Zellen besteht, welche sich in radialer Richtung strecken und dabei geräumige luftführende Intercellulargänge zwischen sich bilden, wodurch die schwammige Beschaffenheit bedingt wird. Vor ihrem abnormen Wachsthum erfüllen sich die zur Gallenbildung bestimmten Zellen mit Stärkemehl, was normal nicht der Fall ist; letzteres ist wieder verschwunden, wenn

---

[1]) Verhandl. d. geol. Bot. Gesellsch. Wien. XXV., pag. 621.

die Zellen ihr Wachsthum vollendet haben. Dieselben enthalten dann nur wässerigen Zellsaft und haben dünne Membranen. Die ungefähr rhombische Form der Blüthenstielwucherungen hängt damit zusammen, dass die benachbarten aufeinandertreffen und mit einander in innige Berührung treten, wie es Fig. 38 darstellt. Dadurch wird ein Raum um die Spindel des Blüthenstandes und um die Blüthenstielbasen abgeschlossen, in welchem die Larven leben. Bisweilen befällt die Gallmücke auch die Achseln der Laubblätter. Dann verdickt sich die halbscheidige Basis des Blattes unter der gleichen Gewebeentwicklung und schliesst gegen die Achse hin eine Kammer für das Insekt ab. Auch betheiligt sich oft die angrenzende Stelle des Stengels mit in diesem Sinne, indem sie durch eine Randwucherung eine Vertiefung bildet. Die befallenen Blüthenstände bleiben unfruchtbar. Die Entwicklung dieser Gallen habe ich von den ersten Anfängen an verfolgt. Die Eier werden zwischen die Blüthenknospen ganz junger Blüthenstände gelegt. An allen jungen Theilen, besonders an den Blüthenstielen im Knospenzustande, befinden sich haarartige, Schleim absondernde Zellgewebskörper (Colleteren). In diesem Schleim, welcher meist die Zwischenräume der Stiele und der Hauptachse des Blüthenstandes in der Knospe erfüllt, findet man das röthliche, längliche, etwa 0,2 Millim. lange Fliegenei, lose zwischen den Stielen. Blüthenstände, welche nur Eier enthalten, zeigen noch nicht die geringste Abnormität. Die Larve entwickelt sich aber sehr schnell aus dem Ei; und Blüthenstände, welche nur erst den geringsten Anfang der Gallenbildung zeigen, der sich an einer etwas bleicheren oder röthlichen Farbe verräth, enthalten schon die bewegliche Larve; ja in einem Falle fand ich eine solche schon in einem noch ganz unveränderten Blüthenstand. Es geht daraus bestimmt hervor, dass die veränderte Bildungsthätigkeit erst dann ihren Anfang nimmt, wenn der Parasit in den Zustand der Larve übergeht und seine Lebensactionen beginnt.



(B. 126.) Fig. 38.

Cecidomyia Sisymbrii. Umwandlungszustände der Blüthenstiele der zu bleichen Knöpfen deformirten Blüthenstände von *Nasturtium palustre.* Die durch Wucherung des Parenchyms sich bildende krempenförmige Anschwellung des Blüthenstieles ist von A bis E in den verschiedenen Alterszuständen der Blüthe eingetreten, die im jungen Blüthenstande von unten nach oben aufeinanderfolgend gleichzeitig vorhanden sind. F Aneinanderschluss der Blüthenstielkrempen, wodurch unter den letzteren der von den Larven bewohnte Raum gebildet wird.

Eine andere hierher gehörige Galle sind die durch die Fichtenrindenlaus (*Chermes Abietis*, LINNÉ) zu ananas- oder erdbeerähnlichen, zapfenartigen Gallen umgewandelten Triebe der Fichte (Fig. 39 A). Jede Nadel verbreitert sich über ihrer Basis ringsum zu einer fleischigen Schuppe, und die einzelnen Schuppen berühren sich mit ihren Rändern, dadurch kleine Höhlungen zwischen sich und der ebenfalls fleischig werdenden und verkürzt bleibenden Achse des Triebes bildend, worin die Insekten wohnen. Jede Schuppe ist daher ein ungefähr viereckiges Schild, welches zwei Seiten nach oben, zwei Seiten nach unten hat und auf seiner Mitte den unveränderten Theil der Nadel trägt. Dieser ist entweder die ganze normale obere Hälfte der grünen Nadel oder nur eine kurze, kaum noch Nadel zu nennende Spitze. Dies hängt von der späteren oder früheren Befallung und von dem langsameren oder schnelleren Fortschritt der Gallenbildung während des Ausschlagens der Knospe ab. Eben darnach richtet es sich auch, ob an der Spitze der Galle der Trieb als benadelter Spross durchwächst, oder ob er als ein kleiner Schopf normal gebildeter Nadeln in seiner Entwicklung stehen bleibt, oder ob gar nichts von ihm zu sehen ist, indem auch die obersten Nadeln mit in die Gallenbildung hineingezogen sind. Nicht selten ist die Galle einseitig, indem die eine Längshälfte

des Triebes nicht verdickt ist und normal gebildete Nadeln trägt, oder indem dieses nur in einem schmalen Streifen der Fall ist, der dann in einer Furche liegt, oberhalb deren der Trieb sich wieder normal fortsetzt, wobei er jedoch meist eine Krümmung gegen die Gallenseite hin macht, weil die stärkere Streckung, die er sogleich über der Galle wieder anzunehmen sucht, dort durch die letzten zur Galle gehörigen Internodien einseitig gehemmt wird. Im Frühling sind die Gallen violett oder purpurroth, fleischigsaftig, sehr harzreich, völlig geschlossen; sie wachsen bis zu 2 Centim. Querdurchmesser heran. Später werden sie hart, holzig, braun, und die Schilder öffnen sich über jeder Nadel lippenförmig, um die ausgebildeten Thiere frei zu lassen. Wiewol auch ältere Bäume nicht verschont werden, so sind doch 10- bis 20jährige Fichten dem Angriffe am meisten ausgesetzt; diese sind bisweilen über und über mit den Zäpfchen bedeckt. Der Wuchs des Baumes kann dadurch bemerklich zurückgesetzt werden. Schon im ersten Frühlinge, wo die Winterknospe noch völlig und fest von den Knospenschuppen umschlossen ist, saugt sich die Altmutter unmittelbar auf der Basis der untersten Knospenschuppen an, wächst zu bedeutender Grösse heran und legt die Eier in Haufen neben sich ab. Bereits in dieser Zeit, wo ausser der Altmutter und den Eiern nichts und auch in der vollständig geschlossenen Knospe überhaupt nichts Animalisches zu finden ist, hat der Anfang der Gallenbildung am jungen Sprosse begonnen: die Sprossachse ist im unteren Theile beträchtlich verdickt, und die jungen Nadeln sind hier kurz, dick, kegelförmig, blassgrün oder weiss, ihre Parenchymzellen mit Stärkekörnern vollgepfropft, während die gesunde Knospe im gleichen Entwicklungsstadium eine schlanke Achse und linealische, grüne Nadeln mit amylumfreien Zellen hat. Erst nachdem die Knospe sich geöffnet hat, kommen die jungen Blattläuse aus den Eiern und begeben sich nun sofort zwischen die Basen der deformirten Nadeln. In diesem Stadium haben die letzteren bereits die Form von Fig. 39 C. Der obere Theil (a) ist rein grün und zeigt die gewöhnlichen Reihen von Spaltöffnungen und chlorophyllhaltiges, stärkefreies Mesophyll mit luftführenden Intercellulargängen; der grössere, bleiche Untertheil hat keine Spaltöffnungen und ein chlorophyllloses, stärkereiches Parenchym ohne deutliche Intercellulargänge, welches im Meristemzustande sich befindet. Es ist hiernach ausser Zweifel, dass der gallenbildende Einfluss allein durch den Stich der Altmutter an der Basis der äusseren Knospenschuppen ausgeübt und im Gewebe der Achse in unbekannter Weise fortgepflanzt wird. Nach Einwanderung der jungen Läuse beginnt ein weiteres Wachsthum in den meristematischen Untertheilen der Nadeln, wodurch die eigentlichen Kammern für den Aufenthalt der Thiere gebildet werden. Wenig über der Basis der Nadeln entstehen krempenartige Verbreiterungen, welche mit denen der benachbarten Nadeln in Berührung kommen, wobei die Epidermiszellen der an einander stossenden Theile zu Papillen werden, die sich gegenseitig zwischen einander schieben und pressen; auf diese Weise wird der darunter liegende Raum, in welchem sich die Thiere befinden, abgeschlossen. Bis Ende Juli behält die Galle diese Beschaffenheit; sie besteht dann immer noch aus dünnwandigen, saftigen Zellen, welche viel Stärkekörner und feinvertheiltes Terpenthinöl enthalten. Im August, wo das Holzigwerden und das Aufgehen der Galle eintritt, verschwindet das Stärkemehl aus den Zellen,

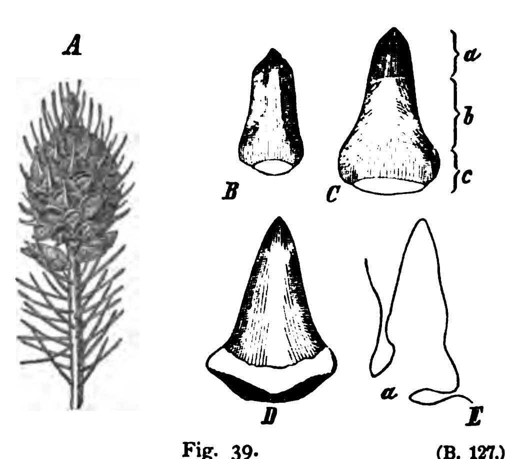


Fig. 39. (B. 127.)

Ananasförmige Galle der *Chermes Abietis* an der Fichte in natürlicher Grösse (A). B erster Anfang der Deformation der jungen Nadel durch abnormes Wachsthum an der Basis. C etwas späterer Zustand, a die grüne normale Spitze der Nadel, b der bleiche Theil, c die ebenfalls bleiche, durch Auswachsen in eine krempenförmige Anschwellung von b sich abgrenzende Basis der Nadel. D die kranke Nadel in weiterer Ausbildung der einzelnen Theile. E Durchschnittsprofil der Nadel im Zustande von D, um die Wachsthumsrichtungen des Nadelkörpers über seiner Basis a zu zeigen.

Terpenthinöl bleibt zurück, die Zellmembranen sind etwas dicker, getüpfelt und verholzt. Das Oeffnen geschieht durch das Austrockenen und ist eine Folge von Gewebespannung, denn geöffnete Gallen, in Wasser gelegt, schliessen sich nach einiger Zeit wieder.

VI. Deformirte Blüthenknospen. Mehrere Arten Cecidomyien legen ihre Eier in Blüthenknospen, was meist zur Folge hat, dass sich solche Blüthen zu Gallen entwickeln, indem sie statt normal aufzublühen, sich mehr oder weniger vergrössern und fleischig verdicken und eine Höhlung abschliessen, in welcher die Larven leben. Bei *Lotus corniculatus*, welcher von *Diplosis (Cecidomyia) Loti*, DEG., befallen wird, zeigt sich keine eigentliche Vermehrung, sondern nur eine bedeutende Vergrösserung der Blüthentheile: der Kelch ist stark erweitert, die gelben oder röthlichen Blumenblätter, welche knospenartig fest an einander liegen, sind an der Basis stark fleischig verdickt und verbreitert. Auch die Staubgefässe, deren Filamente dabei meist frei sind, zeigen sich an der Basis fleischig verdickt; die Antheren sind unvollständig gebildet. Der Fruchtknoten in der Mitte des erweiterten Blüthenraumes ist ebenfalls hypertrophisch und verkrüppelt, die Basis wird aber zeitig durch den Einfluss des Parasiten braun und welk. Bei *Asphondylia (Cecidomyia) Verbasci*, VALL., in den Blüthen von *Verbascum*-Arten bildet nur der stark aufgetriebene Fruchtknoten die Larvenkammer. Keine eigentliche Gallenbildung, sondern nur Verkümmerung oder Verkrüppelung des Fruchtknotens und Schwarzfleckigwerden der umhüllenden Spelzen bewirkt die Weizengallmücke, *Diplosis (Cecidomyia) Tritici Kirby*, welche ihre Eier bis zu 10 Stück in das Innere einer Blüthe des Weizens legt. Die blüthenbewohnenden Gallmücken verlassen die Blüthen als Larven, um sich in der Erde zu verpuppen.

VI. Auf Gewebewucherungen beruhende Anschwellungen von Stengeln und Wurzeln mit äusserlich lebenden Parasiten.

Es handelt sich hier vorwiegend um Pflanzenläuse, welche auf der Oberfläche der Pflanzentheile sich ansaugen und dadurch Wucherungen der angrenzenden Gewebe verursachen. Ihnen würden sich einige Fliegenlarven anschliessen, besonders diejenigen, welche zwischen der Scheide und dem Internodium der Gramineenhalme leben.

1. Krebsbildungen an Holzpflanzen. Von diesen Gallen ist am bekanntesten der durch die Blutlaus (*Schizoneura lanigera*, HAUSM.) verursachte Krebs der Apfelbäume. Diese Laus lebt an der Rinde der ein- und wenigjährigen Zweige und an Rindenwunden des älteren Holzes des Apfelbaumes und einigen nahe verwandten *Pyrus*-Arten in botanischen Gärten etc. Ihre Gesellschaften, die reihenweise oder in Gruppen sitzen, bedecken die Zweige bisweilen bis oben hinauf als klumpige, weisse Flocken. Die Thiere saugen entweder die unversehrte Rinde jüngerer Zweige oder die Ueberwallungsränder von Wunden an, weil hier nur eine dünne Korkschicht das saftige Gewebe bedeckt. Die Folge ist eine beulenförmige Anschwellung des Zweiges. Dieselbe hat ihren Grund in einer abnormen Thätigkeit der Cambiumschicht, die sich in einem stärkeren Dickewachsthum des Holzkörpers ausspricht.[1]) Dabei wird kein normales Holz gebildet, sondern ein weiches, nicht oder nur wenig verholztes Gewebe. Die Anordnung der Zellen in radialen Reihen, zwischen denen die Markstrahlen stehen, bleibt ziemlich deutlich; auch behalten die Markstrahlzellen ihre

---

[1]) Die in Rede stehenden Veränderungen sind gleichzeitig von STOLL (in SCHENK und LÜRSSEN, Mittheil. aus dem Gesammtgebiet d. Bot. II. Heft. 1.) und von PRILLIEUX (Bull. de la soc. bot. de France, 1875, pag. 166) untersucht worden.

charakteristische Form, aber sie verholzen nicht. Die an Stelle der eigentlichen Holzelemente stehenden Zellen sind wie diese in der Längsrichtung gestreckt, an den Enden etwas verengt, mehr oder weniger weit, etwa den Gefässzellen vergleichbar. Nur an der Grenze, wo das normale Holz in das pathologische Gewebe übergeht, sind noch einzelne dieser Zellen verholzt und zu weiten Tüpfelgefässen ausgebildet; dann folgen lauter dünnwandige und unverholzte saftführende Zellen. Die Anschwellung des Zweiges kommt ganz auf Rechnung dieses in grosser Menge gebildeten abnormen Gewebes. Dasselbe setzt sich an seinen Rändern, wo die Holzbildung normal stattgefunden, an den gesunden Theil des Holzes an, und die Cambiumschicht geht ununterbrochen um das Ganze herum (Fig. 40 A und B.) Die Rinde und der Bast erleiden dagegen kaum eine Veränderung; sie sind nicht merklich dicker als an den gesunden Stellen, woraus hervorgeht, dass die abnorm gesteigerte Thätigkeit der Cambiumschicht sich so gut wie ausschliesslich nach einwärts gegen das Holz richtet. Auch die Epidermis und die darunterliegenden collenchymatischen Zellschichten sind in der Geschwulst ebenso vorhanden, wie im gesunden Theile; desgleichen stellen sich später auch die Vorbereitungen zur Korkbildung unter der Epidermis ein. Solange die Thiere, welche die Geschwülste äusserlich oft ganz bedecken, darauf angesaugt bleiben, vergrössern sich die letzteren. Dieses geschieht auf doppelte Weise: einmal dadurch, dass die Cambiumschicht in ihrer Thätigkeit fortfährt, zweitens dadurch, dass alle Zellen des abnormen Gewebes bis zu einem gewissen Grade sich erweitern. Durch die Dehnungen, die damit verbunden sind, werden oft innere Zerreissungen bewirkt; es entstehen hier und da lange, elliptische Spalten, die in radialer Richtung stehen und durch Auseinanderweichen der radialen Zellreihen zu Stande kommen. In dem abnormen Gewebe bleibt immer eine Neigung zum Verholzen; einzelne dieser Zellen bekommen getüpfelte, verholzte Membranen, und stellenweis bilden sich sogar einzelne Stränge verholzter Zellen. Es kann dies sogar allgemeiner werden, indem an der äusseren Grenze des hypertrophirten Gewebes unterhalb der Cambiumschicht wieder einzelne Partien oder selbst eine continuirliche Zone von Holz erscheint (Fig. 40 C); dies vielleicht besonders dann, wenn das Saugen nachlässt. Da die weitere Verdickung der Beulen oft ungleichmässig erfolgt, so wird auch oft die radiale Anordnung der später erzeugten Holzbündel gestört, indem sie sich bald in radialer, bald in tangentialer Richtung schief stellen. In Folge dieses Wachsthums wird das umgebende Periderm oft etwas gesprengt, besonders in der Längsrichtung des Zweiges. Darum nehmen manche Anschwellungen eine länglich elliptische Form an. Das ungleichmässige Wachsthum der Beulen, das Hervordrängen neuer Wülste zwischen den alten

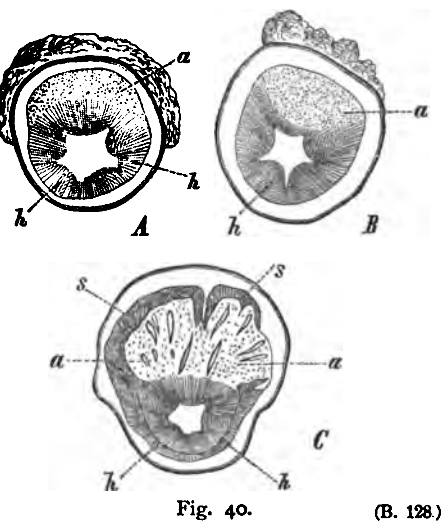


Fig. 40. (B. 128.)

Anfang der **Krebsbildung durch die Blutlaus** an jungen Zweigen von *Pyrus*, im Querdurchschnitt. Die von den Läusen einseitig befallenen Zweige haben an dieser Seite statt normalen Holzes ein abnormes nicht verholztes Gewebe a gebildet; bei hh das gesunde Holz. In C hat an dem abnormen Wuchergewebe bei ss später wieder Holzbildung begonnen. Schwach vergr.

und am Rande hinter dem aufgeborstenen Periderm, wo die Thiere besonders gern sich ansaugen, wol auch Frostbeschädigungen des weichen Gewebes, alles das bewirkt endlich Zerklüftungen der Beulen und am Rande ein weiteres Fortfressen des Geschwüres. Daher pflegen an alten Blutlausstellen die mittleren Theile oft aus abgestorbenem Gewebe zu bestehen, während am Rande ringsum, gleichwie Ueberwallungswülste, immer neue Anschwellungen sich bilden. Wir haben dann das eigentliche Krebsgeschwür vor uns. Ein ganz ähnlicher Zustand wird hervorgebracht, wenn die Blutläuse die Ueberwallungsränder irgend welcher alter Wunden befallen, indem hier die Geschwülste auf den Ueberwallungsrändern entstehen. Daher kann der Blutlauskrebs auch am älteren Holze sich zeigen. An letzterem sind es ferner auch die kleinen, kurzen Zweiglein und die Augen der Stammausschläge, an denen die Geschwülste sich bilden können. Diese Krebsstellen sind offenbar schädlicher als gewöhnliche Wunden, welche in regelrechter Weise durch Ueberwallung verheilen können, was hier durch das fortwährende Weiterfressen der Gallenbildung verhindert wird, so lange die Läuse in den Krebsgeschwülsten bleiben; es muss daher an den Wundstellen früher oder später Wundfäule (pag. 402) eintreten.

Einen ganz ähnlichen Krebs bringt nach R. HARTIG[1]) die Buchenbaumlaus *(Lachnus exsiccator)* an den Stämmen und Zweigen der Buchen hervor.

2. Wurzelgallen des Weinstockes durch die Reblaus *(Phylloxera vastatrix,* PLANCH.). Dieses seit 1865 die Rebenpflanzungen in Frankreich verwüstende Insekt veranlasst wegen der Gallenbildungen, die es an den Wurzeln erzeugt, den Tod der befallenen Weinstöcke. Die an den Wurzeln lebenden Thiere sind ungeflügelte Weibchen, 0,8 Millim. lang, 0,5 Millim. breit, mandelförmig, goldgelb, und sitzen an den Wurzeln fest, mit in die Rinde eingesenktem Saugrüssel. Sie häuten sich und legen, sobald sie ausgewachsen sind, 30—40 gelbe Eier, aus denen in spätestens 8 Tagen die Jungen ausschlüpfen, welche sich ebenfalls an den Wurzeln festsaugen und nach etwa 20 Tagen wieder ohne Begattung Eier legen. So können parthenogenetisch in einem Sommer 6 bis 8 Generationen entstehen. Nach CORNU[2]) sind folgende Veränderungen an den befallenen Wurzeln zu beobachten. An dickeren Wurzeln entsteht höchstens eine Wucherung des Periderms an den Punkten, wo die Laus sich zwischen den Spalten der Rinde festgesetzt hat; an dünneren Wurzeln tritt eine Hypertrophie der Rinde und selbst des Cambiums ein, wenn der Stich bis in diese Gegend reicht, und es bildet sich ein Höcker, auf welchem das Thier sitzt. Dabei werden die vom Cambium gebildeten Elemente des Holzkörpers nicht verdickt und verholzen nicht. Wenn aber die dünnsten jungen Wurzeln, die noch im Längenwachsthum begriffen sind, befallen werden, so setzt sich die Laus nahe der Wurzelspitze fest und bringt hier knotenartige Anschwellungen hervor, die man Nodositäten genannt hat. Die Bildung derselben beruht auf einer Hypertrophie der Rindeschicht, durch welche nur die relative Dicke der einzelnen Gewebe, nicht der Grundplan des Baues des Würzelchens verändert wird. Die Zellen der Rindeschicht werden durch Theilung vermehrt, unter Ablagerung von Stärkemehl. Dabei zeigt sich das Wachsthum an der unmittelbar unter dem Insekt liegenden Stelle etwas gehemmt, indem die Zellen hier kleiner bleiben, als seitlich und an der gegenüberliegenden Seite; die Anschwellung hat also eine leichte Depression,

---

1) Sitzungsber. d. Naturforscher-Versamml. z. München 1877.

2) Compt. rend. LXXXI (1875), pag. 737 und 950.

in welcher die Laus angesaugt ist. Die Hypertrophie erstreckt sich auch bis auf den Centralcylinder des Würzelchens; die Schutzscheide verliert ihren Charakter, sie verdoppelt ebenfalls ihre Zellen, und die Elemente der Fibrovasalbündel erweitern sich, die Gefässe werden unkenntlich. In diesem Stadium werden die Würzelchen durch die Gallen noch nicht beschädigt; letztere sind sogar fähig wie normale Wurzeln neue gesunde Seitenwürzelchen zu treiben an der der Depression gegenüberliegenden Seite, oder es kann auch, wenn die Nodosität nicht genau terminal an der Wurzelspitze steht, letztere neben ihr sich weiter verlängern. Im ersten Sommer giebt daher der reblauskranke Weinstock in seinen oberirdischen Theilen durch kein äusserliches Merkmal die Krankheit zu erkennen. Erst im August, und zwar früher oder später je nach der von klimatischen Verhältnissen abhängigen Gesammtentwicklung des Weinstockes, erlangen die Nodisitäten ihre dem Leben der Pflanze schädliche Bedeutung dadurch, dass sie absterben. In diese Periode fällt nämlich an jedem normalen Würzelchen derjenige Prozess, welcher den Uebergang in der Weiterentwicklung desselben zur stärkeren Wurzel bezeichnet: die Bildung des sich abblätternden Periderms. Zwischen der Rindeschicht und dem Centralcylinder, und zwar aus der äussersten Zellschicht des letzteren, unterhalb der Schutzscheide, entsteht ein neuer Korkring, durch den das ganze ausserhalb liegende Gewebe zum Absterben gebracht und abgestossen wird. An den Anschwellungen, wo die Schutzschicht und das darunter liegende Gewebe entartet ist, unterbleibt dieser Prozess, und da somit der Schutz für die inneren Theile fehlt, setzt sich das Absterben der äusseren Gewebepartien bis in den Centralcylinder fort. Das Gewebe der Anschwellungen wird, unter dem Einfluss der Trockenheit des Hochsommers, welk, braun und todt. Die Folge ist, dass alle mit Nodositäten behafteten Würzelchen zu Grunde gehen. Dieser Verlust der eigentlich aufsaugenden Wurzelorgane ist der Grund, warum das Absterben sich weiter auch auf die stärkeren Wurzeln fortsetzt; das Gewebe derselben wird braun, faulig weich und lässt sich leicht bis auf den Holzkörper ablösen. Endlich ist die ganze Wurzel zerstört, und der Stock stirbt unter Austrockenen ab, worüber je nach der Heftigkeit des Auftretens verschieden lange Zeit vergehen kann. Vor dem völligen Absterben des Stockes verlassen ihn die Läuse und wandern auf die Wurzeln der nächstbenachbarten. Die Krankheit verbreitet sich daher von einem Centrum aus weiter.

Ueber die Lebensweise der Phylloxera wissen wir gegenwärtig Folgendes.[1]) An den Wurzeln der befallenen Stöcke überwintern die Läuse. Unter den letzten Bruten im Sommer zeigen sich Nymphen oder Puppen mit Flügelansätzen, welche die Erde verlassen, nach mehreren Häutungen Flügel bekommen und sich nun weit verbreiten können. Sie legen an die oberirdischen Theile des Weinstockes einige Eier, welche Geschlechtsdifferenz haben: aus den grösseren kommen Weibchen, aus den kleineren Männchen. Nach der Begattung legt jedes Weibchen ein einziges grosses Winterei in die Zwischenräume der Rinde. Den Eiern entschlüpfen im Frühlinge ungeflügelte Läuse, welche sich nun parthenogenetisch viele Generationen hindurch vermehren. Sicher ist, dass die aus Wintereiern kommenden Läuse in manchen Fällen, und zwar vorwiegend an amerikanischen Rebsorten, weit seltener an den französischen, an den Blättern

[1]) Vergl. CORNU, Compt. rend. T. LXXVII. pag. 191, LICHTENSTEIN, Compt. rend. T. LXXXII No. 20 u. LXXXIII No. 5, sowie BOITEAU, Compt. rend. T. LXXXII, No. 2, 20, 22, LXXXIII, No. 2, 7, 19 und LXXXIV, No. 24.

des Weinstockes Gallen erzeugen, welche oben (pag. 546) beschrieben worden sind. Die Läuse späterer Generationen wenden sich dann von den Blattgallen nach den Wurzeln, um dort Gallen zu erzeugen. Die amerikanischen Rebsorten sind dafür viel widerstandsfähiger gegen die Wurzelkrankheit als die europäischen.

Der Umstand, dass ein und dasselbe Insekt zweierlei morphologisch sehr verschiedene Gallen, wie hier an den Wurzeln und an den Blättern erzeugt, verliert einigermaassen sein Befremdendes, wenn man bedenkt, dass es sich auch um zwei morphologisch verschiedene Pflanzenorgane handelt, an denen diese Gallen sich bilden, und dass an einer Wurzel der eigenthümliche Wachsthumsprozess der Ausstülpung einer Blattfläche unmöglich ist. Ein fast genau gleiches Beispiel von Gallendimorphismus fand ich an Zweigen von *Prunus Padus*, deren Blätter überreich mit den Beutelgallen von *Phytoptus* besetzt waren, und wo die Milben auch an den Blattstielen und an den Zweigen Gallen erzeugt hatten. Diese waren aber durch Hypertrophie der Rinde entstandene, auf der Oberfläche sitzende, warzenförmige Auswüchse mit kraterförmiger, von einem wallartigen, filzig behaarten Rande umgebener Vertiefung, ähnlich einem kleinen Peziza-Becher. Die Milben befanden sich in der Kratertiefe.

3. Gallenbildungen an Gramineenhalmen durch Dipterenlarven, welche zwischen der Blattscheide und dem Internodium leben. Der Getreideverwüster oder die Hessenfliege *(Cecidomyia destructor*, SAY), deren Larven am Weizen, Roggen etc. die eben bezeichneten Stellen bewohnt, bringt keine Gallenbildung hervor, sondern bewirkt durch ihren Frass am Halme an jungen Wintersaaten eine Zerstörung der Triebe, an schon gestreckten Halmen ein Umknicken derselben. Dagegen sehen wir, dass wenn die Larven der bandfüssigen Halmfliege *(Chlorops taeniopus)* das obere Halmglied des Weizens innerhalb der letzten Scheide befallen, dasselbe verkürzt bleibt, meist unter Verdickung und Verkrüppelung und die Aehre nicht aus der obersten Scheide zu heben vermag. Dabei macht die Larve Frassgänge im grünen Rindeparenchym, dessen Zellen am Wundrande *Erineum*-artig auswachsen.[1] Endlich wird durch die Larve von *Hormomyia Poae*, BOSC., an *Poa nemorosa* eine sehr eigenthümliche Galle erzeugt. Dieselbe befindet sich oberhalb eines Halmknotens und besteht aus einer Menge um den Halm gewickelter, hellbrauner, haarartiger Fäden. Die Larve sitzt oberhalb des Knotens zwischen Halm und Blattscheide; an dieser Stelle treten ringsum, mit Ausnahme der von der Larve berührten Seite, fadenförmige Auswüchse aus dem Halme, welche die Blattscheide durchbrechen und nach beiden Seiten sich um den Halm herumlegen. Mit Adventivwurzeln stimmen sie darin überein, dass sie einen von Parenchym umgebenen centralen Fibrovasalstrang haben, weichen aber von ihnen dadurch ab, dass in letzterem keine Gefässe vorhanden sind, und dass sie oberhalb des Knotens stehen.[2]

VII. Auf Gewebewucherungen beruhende Gallen mit innerlich lebenden Parasiten.

Bei allen bisher besprochenen Gallen finden wir den Parasiten, der dieselben verursacht, an der Oberfläche der Pflanzenorgane, er dringt nicht in das Gewebe derselben ein, sondern die sich entwickelnde Galle gewährt ihm durch die Gestalt ihrer Theile, durch Epidermoidalbildungen u. dergl. einen geeigneten Schutz.

---

[1]) Vergl. COHN, Sitzungsber. d. schles. Gesellsch. f. vaterl. Cultur, 12. Januar 1865.

[2]) Vergl. PRILLIEUX, Ann. sc. nat. 3. sér. T. XX. pag. 191.

Es sind nun noch diejenigen Gallen übrig, bei welchen der Parasit in das Gewebe des Pflanzentheiles eindringt und hier in seiner Umgebung eine Gewebewucherung veranlasst, die sich als Galle darstellt. Erzeuger derartiger Cecidien sind theils Anguillulen, theils Gallmilben, theils Dipteren, theils Käfer und vorzüglich Hymenopteren (Gallwespen). Morphologisch sind diese Gallen von verschiedener Art. Sie müssen unterschieden werden theils nach den Pflanzentheilen, an denen sie entstehen, theils nach den Geweben, aus denen sie hervorgehen, theils nach der Art der Veränderung, welche dabei die Gewebe erleiden und welche die Beschaffenheit der Galle bedingt.

I. Gallen an Wurzeln.

1. Die Larve des Kohlgallenrüsselkäfers *(Ceuthorhynchus sulcicollis,* GYLLENH.), lebt in Gallen am Wurzelhalse der Arten von *Brassica*, wie Raps, Rübsen, Kohl, Blumenkohl, Steckrüben, sowie der Arten von *Raphanus*. Die Gallen bilden ungefähr halbkugelige Beulen, welche den Durchmesser des Wurzelhalses erreichen oder übertreffen können, bei den rübenbildenden Arten eine schiefe, einseitig verdickte Form der Rübe bedingen und einzeln oder in Mehrzahl an einer Pflanze zusammen vorkommen. Sie entstehen durch eine Hypertrophie der Wurzelrinde. Der Käfer bohrt dieselbe mit seinem Rüssel nahe unter der Wurzelblattrosette an und schiebt dann ein Ei in das Gewebe. In der Folge, jedoch wie es mir geschienen hat, nicht eher, als bis die Larve aus dem Ei sich entwickelt hat, tritt eine lebhafte Zelltheilung in dem parenchymatischen Gewebe ringsum den Parasiten ein, wodurch eine Verdickung dieser Stelle der Wurzel bewirkt wird, welche immer mehr zunimmt. Jede Galle ist ganz aus vermehrtem Rindeparenchym gebildet und enthält im Centrum eine einzige Larvenkammer, einen runden, von der Larve eingenommenen Hohlraum. Das gesammte Parenchym der Galle zeigt Zelltheilungen in allen Richtungen; und dieser Prozess erstreckt sich daher auch bis in das Cambium. Die Folge ist, dass auch der Holzcylinder an dieser Stelle einseitig merklich stärker in die Dicke wächst, ohne dass sonst in seiner Structur eine Abnormität zu bemerken wäre (Fig. 41 C). Rings um die Larvenkammer ist die Zelltheilung des Rindeparenchyms am lebhaftesten; es liegt hier eine Zone kleinzelligen meristematischen Parenchyms. Dadurch wird der Gewebeverlust, den die von innen her fressende Larve bewirkt, zum Theil wieder ersetzt; späterhin überholt aber das grösser werdende Thier diesen Prozess, es frisst die Galle ziemlich ganz hohl und bahnt sich endlich einen lochförmigen Ausgang, durch welchen es die Pflanze verlässt, um sich in der Erde zu verpuppen. Dies geschieht ungefähr zur Zeit, wo die

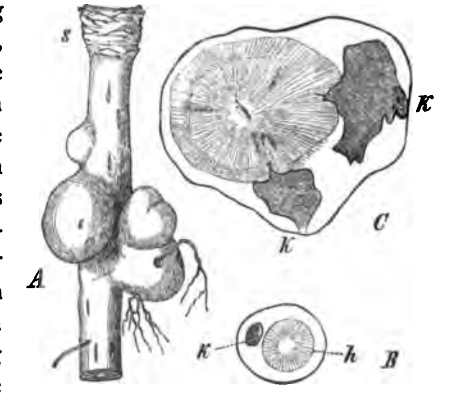


Fig. 41. (B. 129.)

Wurzelgallen des Kohlgallenrüsselkäfers *(Ceutorhynchus sulcicollis)* am Wurzelhals des Raps. A eine mit Gallen besetzte Stelle; s Basis des Stengels mit den Narben der Wurzelblätter. B Durchschnitt durch den Wurzelhals einer jungen Rapspflanze mit dem Anfang der Gallenbildung, die sich als Anschwellung der Rinde um die Höhle k darstellt, in welche das Ei gelegt worden ist. C Durchschnitt durch einen erwachsenen Rapsstengel mit zwei jetzt ziemlich hohl gefressenen Gallen kk, unter denen auch eine Hypertrophie des Holzkörpers durch stärkeres Dickewachsthum deutlich ist. Wenig vergrössert.

Pflanzen geerntet werden, und zwar kurz vorher oder erst nachher an der stehen gebliebenen Strünken. Die Entwicklungszeiten der Thiere sind verschiedene; diejenigen, deren Eier in den Winterraps gelegt worden sind, überwintern in diesem als Larve; die in die Sommerfrucht gelegten Eier entwickeln sich in demselben Sommer.

2. Das **Wurzelälchen** *(Anguillula radicicola,* GREEF) erzeugt ähnliche, aber viel kleinere gallenartige Anschwellungen von Knöllchenform an den dünneren Wurzelzweigen verschiedener Pflanzen, nämlich von Gräsern, wie *Poa annua*, *Triticum repens* etc. und von Crassulaceen, wie *Sedum-* und *Sempervivum*-Arten. Dieselben sind ebenfalls Hypertrophieen des Rindeparenchyms, von 0,3 bis 10 Millim. Durchmesser, je nach der Anzahl der zu einem Complex vereinigten Einzelgallen, deren jede zahllose Anguillulen enthält. Letztere durchlaufen darin ihre Entwicklung bis zur Geschlechtsreife und wandern zuletzt aus, wahrscheinlich, um die Eier in andere Wurzeln zu legen.[1]) — Hierher gehört auch die neuerlich bekannt gewordene *Anguillula*-Art, welche nach JOBERT[2]) an den Wurzeln des Kaffeebaumes in Brasilien Gallen hervorbringt und dadurch ein rapides Absterben der Bäume veranlasst. Die unregelmässigen, etwa hanfkorngrossen Nodositäten stehen an den feineren Würzelchen bald seitlich, bald in der Achse derselben, bald terminal; sie enthalten eine Höhlung mit 50 bis 60 Eiern in den jüngsten Entwicklungszuständen, mit eingerollten ¼ Millim. langen Aelchen in älteren Stadien. Sie öffnen sich später nach aussen, und diese Verwundungen sind die Ursache des Absterbens der Würzelchen; das Gewebe wird bis auf die Fibrovasalstränge zerstört, indem die Höhlung bis in die Mitte des Würzelchens geht, wobei sich allerhand saprophyte Pilze einfinden. Die Würzelchen gehen dadurch zu Grunde; das Absterben setzt sich dann auf die älteren Wurzeln bis zur Pfahlwurzel fort. Die Rinde des Stammes ist nicht abnorm, aber das junge Holz zeigt besonders an der Aussenseite und um die Gefässe rostfarbene Flecken. Der anfangs gesunde Baum erscheint schon am nächsten Tage gelb, die Blätter welk, und nach mehreren Tagen ist er entblättert und abgestorben. Es werden besonders 7- bis 10jährige Bäumchen befallen, namentlich an Flussrändern und in feuchten Thälern. Die Krankheit greift centrifugal um sich, offenbar wegen der Verbreitung der Anguillulen, denn die Erde in der Umgebung der zerstörten Wurzeln ist mit den Würmchen erfüllt. Nach Eintrocknung sind dieselben nicht wie andere Arten (s. unten Weizenälchen) wieder belebungsfähig, wodurch die Immunität der Kaffeebäume in trockenem Boden erklärlich scheint.

II. Gallen an Stengeln

Hier treten sehr mannigfaltige Bildungen auf, je nachdem es sich handelt um erwachsene Zweige von Holzpflanzen, wo die Galle hauptsächlich durch die Thätigkeit der Cambiumschicht hervorgebracht wird, oder um die Knospen von Holzpflanzen oder um krautartige Stengel, und auch in jedem dieser Fälle kann das definitive Produkt wieder verschieden sein.

1. **Gallen an holzigen Zweigen.** Für die verschiedenartigen Bildungen dieser Art mögen folgende Beispiele dienen.

Am meisten von den anderen abweichend sind die Gallen, welche die Weiden-

[1]) Vergl. GREEF, Verhandl. des naturhist. Ver. d. Preuss. Rheinlande 1864 und Ber. d. Marburger Ges. z. Beförd. d. Naturwiss. 1872, pag. 169, sowie LICOPOLI, *Sopra alcuni tubercoli* etc. referirt in Just. bot. Jahresb. für 1876, pag. 1235.

[2]) Compt. rend. 9. Dec. 1878.

holzgallmücke *(Cecidomyia saliciperda*, DUF.) an den Stämmen und Aesten der Weidenarten, besonders der *Salix fragilis* hervorbringt. Statt wie die meisten Gallmücken scharf abgegrenzte Gallen zu verursachen, befällt diese zu Tausenden die Zweige auf grösseren Strecken, bis zur Länge von 2,5 bis 5 Centim., bald einseitig, bald im ganzen Umfange, und bewirkt in der nämlichen Ausdehnung eine sehr eigenthümliche Hypertrophie des Holzes, die mit einer mässigen Anschwellung des Zweiges verbunden ist, und worauf stets ein Absterben, Aufbrechen und Abfallen der Rinde folgt. Diese hängt in langen Fetzen an den Zweigen oder bröckelt in kleineren Parthien ab, bleibt auch wol stellenweise dem Holze angetrocknet stehen und zeigt dann die zahlreichen Fluglöcher der ausgeschwärmten Mücken. Das entblösste Holz hat eine Menge dicht aneinander stehender Löcher, durch die es netzförmig erscheint. Dieselben sind 1—2 Millim. im Lichten, hohl oder mit mürber, schwarzer, desorganisirter Gewebemasse erfüllt oder wenigstens ausgekleidet. Sie correspondiren mit den Löchern der etwa vorhandenen Rinde und stellen die verlassenen Larvenkammern dar (Fig 42 A). Das zwischen den Löchern stehen gebliebene Holz zeigt einen den Löchern ausweichenden gewundenen Verlauf der Holzfasern;

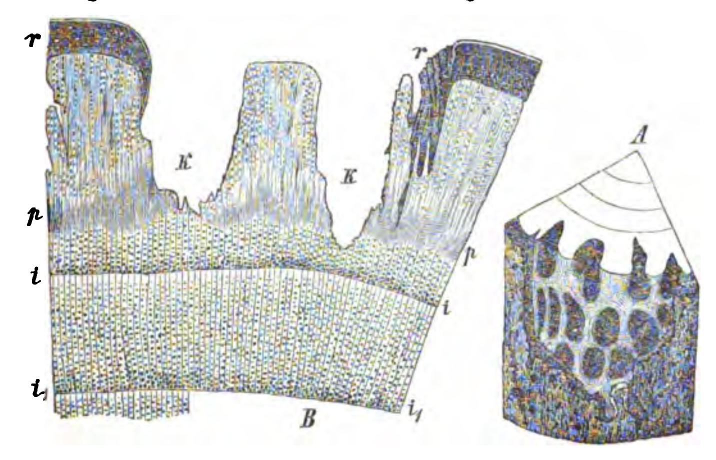


Fig. 42. (B. 130.)

Gallenbildung durch die Weidenholzgallmücke *(Cecidomyia saliciperda)*. A Stück eines befallenen mehrjährigen Astes von *Salix fragilis*. Die Rinde ist zum Theil entfernt um die Larvenkammern im Holze zu zeigen. In der stehen gebliebenen Rinde sind die runden Fluglöcher des Insektes zu erkennen. B Querschnitt durch eine solche Stelle. kk die Larvenkammern, entstanden durch die Bildung dicker Holzwülste zwischen denselben, auf denen bei r und r noch die Rinde sich befindet. pp die Holzregion, welche zur Zeit des Mückenanfalles gebildet wurde und aus abnormem Holzparenchym besteht. Der zwischen p und i liegende Theil ist das normale Frühjahrsholz, welches vor dem Mückenanfall schon gebildet war. Zwischen i und i_1 der normale Jahresring des Vorjahres. Schwach vergrössert.

es ist meist abgestorben, bräunlich bis schwarzgrau. Die Eier werden im Sommer abgelegt, wahrscheinlich mittelst der Legeröhre unter das Periderm geschoben; die auskommenden Larven fressen sich nun einen Raum bis nach der Cambiumschicht hin und rufen dadurch einen Reiz in der letzteren hervor, der zu abnormer Thätigkeit derselben Veranlassung giebt. RATZEBURG[1]) bezeichnet schon mit Recht die die Larvenhöhlen trennenden netzförmigen Holzleisten als Wucherungen, welche über die zwischen ihnen befindlichen Larven emporgewachsen sind; das geht aus der Windung ihrer Holzfasern auf der Tangentialfläche hervor, welche wie bei der Maserbildung den Unterbrechungen ausweichen. Im Uebrigen ist die Art der Holzbildung von RATZEBURG nicht correkt geschildert worden. Auf die Jahresringgrenze des Vorjahres (Fig. 42 B) folgt zunächst eine intacte mehr oder minder breite Frühjahrszone von der normalen, durch zahlreiche Gefässe porösen Beschaffenheit; es ist der vor dem Mückenanfall im Frühjahr gebildete Theil. Dann folgt ohne Ringabgrenzung die meist sehr breite Region, in welcher

[1]) Waldverderbniss. II. pag. 320 ff.

die Larvenkammern liegen. In der Tiefe der letzteren sieht man die Holzbildung, nachdem einige Unordnung in die Form und Anordnung der Holzelemente gekommen ist, unmittelbar sistirt, während sie in den Wucherungen sich fortsetzt. In derjenigen Region, welche mit dem Grunde der Larvenkammern auf gleichem Bogen liegt, also in derjenigen Zeit gebildet wurde, als die Larven die Cambiumschicht zu afficiren begannen, ist eine abnorme Holzbildung eingetreten: das Holz besteht hier mehr oder minder auschliesslich aus relativ grossen, unregelmässig gestalteten und ganz regellos liegenden Holzparenchymzellen mit brauner Inhaltsmasse und gelben oder bräunlichen Membranen. Die Gefässe der unmittelbar vorangehenden normalen Region des Holzes zeigen sich oft mit Thyllen erfüllt. Sehr bald kehrt aber in den Wucherungen die Holzbildung insofern zur Norm zurück, als wieder regelmässige radiale Reihen von Holzfasern mit weiten Gefässen und Markstrahlen gebildet werden, nur sind die Holzelemente etwas dünnwandiger, die Markstrahlen etwas zahlreicher und breiter, oft mehrreihig. An den Rändern der Wucherungen aber, welche die Seitenwände der Larvenkammern bilden, bemerkt man, soweit es nicht durch den Frass der Larve vernichtet ist, ziemlich grosszelliges Holzparenchym. Auch zieht sich häufig die Cambiumschicht, die ja eigentlich nur im Grunde der Larvenhöhlen zerstört wird, von dem Rücken der Holzwucherungen aus mehr oder weniger weit an den Wänden der Larvenkammern einwärts und bekleidet dieselben hier mit einer dünnen Rindeschicht, die später ebenso wie die oberflächlich liegende Rinde abstirbt und sich bräunt oder schwärzt. Die Verpuppung der Larven geschieht in den Zweigen, von wo aus später die Mücken ihren Flug beginnen. Diejenigen Zweige, welche ringsum ergriffen sind, werden mit dem Absterben der Rinde der Gallenstellen dürr. Sie schlagen dann wohl unterhalb der kranken Stelle wieder aus, wenn die Zweigdürre nicht den ganzen Zweig bis zu seiner Basis ergreift. Die einseitig befallenen erhalten sich am Leben, und es beginnt von den Wundrändern aus die Ueberwallung, welche, wenn kein neuer Angriff erfolgt, auch die Ausheilung bewirken kann.

Häufiger ist diejenige Form der Gallen holziger Zweige, für die als Beispiel die harten holzigen Geschwülste gelten können, welche *Lasioptera Rubi*, Heeg., an der Seite der Stengel verschiedener *Rubus*-Arten erzeugt. Die Grösse derselben richtet sich nach der Zahl der in ihnen lebenden Larven und erreicht bis 2 Centim. Durchmesser. Aus dem anatomischen Baue ergiebt sich, dass die Infection schon am ganz jungen Stengel stattfindet. Es entsteht eine Hypertrophie der Cambium- und inneren Rindeschicht, in Folge deren kein normaler Holzkörper, sondern eine unregelmässig von verholzten Gewebeparthien durchsetzte Parenchymwucherung erzeugt wird. Die Holzstränge bestehen theils aus kurzen, parenchymatischen, theils aus mehr gestreckten getüpfelten Zellen, bisweilen auch aus einzelnen Gefässen und haben in dem Wucherparenchym alle möglichen Richtungen. Ebenso ungleich sind auch die Richtungen, in denen die Zelltheilungen des dünnwandigen Parenchyms erfolgen, so dass die reihenförmige Anordnung der Zellen desselben vielfach von der radialen Richtung abweicht. Wegen dieser verschiedenen Wachsthumsrichtungen wird auch die Oberfläche der Beulen eine unregelmässig höckerige. Aeusserlich grenzt sich das Gewebe durch Korkzellschichten ab. Anfangs findet man in den Wucherungen die Larven in zerstreuten, isolirten Lücken oder Gängen, um welche sich oft die Zelltheilungen radial zur Achse des Frassganges orientiren. Später zerstören die Thiere den grössten Theil des Galleninneren, bis auf die verholzten Complexe. Die peripherischen Theile der Galle werden verschont, in ihnen kann das Wachsthum und die Verholzung fortschreiten, wodurch die Galle grössere Festigkeit erhält. Die Larven verwandeln sich in derselben.

2. Gallen krautartiger Stengel. Die meisten Gallen dieser Art entstehen dadurch, dass der Stengel in einer gewissen Strecke kürzer als normal bleibt, aber durch starkes pheripherisches Wachsthum gleichsam aufgeblasen wird und eine centrale Höhlung oder deren mehrere bekommt, in welcher die Parasiten sich befinden. Hat der Stengel daselbst Blätter, so stehen diese daher auch rings um die Galle herum. Letztere kann an der Spitze des Stengels oder am Grunde desselben oder in seiner Mitte liegen, oder an der Seite des Stengels stehende blattachselständige Zweige können in dieser Weise deformirt sein.

Die Dipteren-Stengelgallen enthalten gewöhnlich nur eine einzige Larvenkammer, als centrale, die Stelle des Markes einehmende Höhlung mit einer einzigen Larve. So wandeln

sich z. B. die von *Asphondylia Genistae*, H. Lw., befallenen Seitenzweiglein von *Genista germanica,* welche normal zu einem Blüthenspross sich entwickeln, in einen 6—7 Millim. langen, bis 4 Millim. breiten, behaarten, sackförmigen Körper um, welcher die Larve, beziehendlich Puppe, in einer einfachen geräumigen Höhle enthält, in deren Wand die Gefässbündel gegen die Spitze der Galle aufsteigen (Fig. 43). Der Stiel der Galle ist die unverdickte, mit Blättern bekleidete Basis des Zweigleins; auch in der unteren Hälfte der Galle stehen noch Blätter; der ganze obere Theil ist blattlos. — Hierher gehört auch eine Galle an *Selaginella pentagona*, welche metamorphosirte, an der Seite der Stengel stehende, spindelförmige Zweiglein darstellt, welche die Blätter in alternirenden dreizähligen Quirlen tragen und mit dreiseitiger Scheitelzelle wachsen.[1])

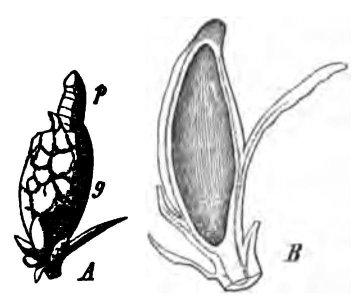
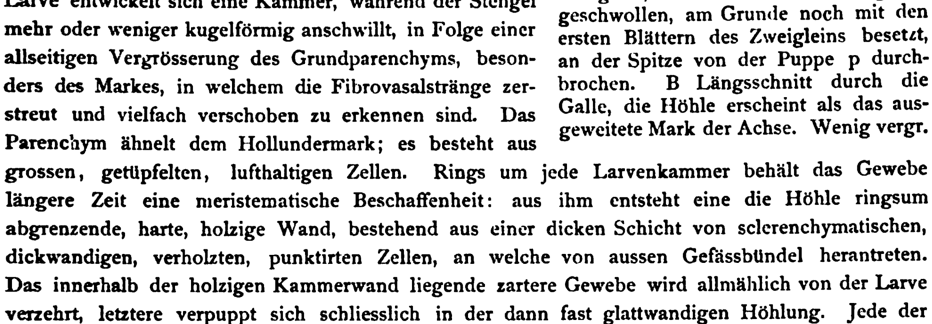


Fig. 43. (B. 131.)

Stengelgalle der *Asphondylia Genistae*, H. Lw., in *Genista germanica*. A ein Seitenzweiglein, die Achse zur Galle g angeschwollen, am Grunde noch mit den ersten Blättern des Zweigleins besetzt, an der Spitze von der Puppe p durchbrochen. B Längsschnitt durch die Galle, die Höhle erscheint als das ausgeweitete Mark der Achse. Wenig vergr.

Die Stengelgallen der Cynipiden, z. B. die fast kugelrunden, bis 1,5 Centim. dicken von *Hieracium*, haben dagegen einen anderen Bau, insofern sie vielkammerig sind. Das Insekt legt an einer und derselben Stelle des Stengels, gewöhnlich rings herum, zahlreiche Eier in das Gewebe, jedes an einen anderen Ort und sticht daher ebensoviel Male den Pflanzentheil an. Um jede Larve entwickelt sich eine Kammer, während der Stengel mehr oder weniger kugelförmig anschwillt, in Folge einer allseitigen Vergrösserung des Grundparenchyms, besonders des Markes, in welchem die Fibrovasalstränge zerstreut und vielfach verschoben zu erkennen sind. Das Parenchym ähnelt dem Hollundermark; es besteht aus grossen, getüpfelten, lufthaltigen Zellen. Rings um jede Larvenkammer behält das Gewebe längere Zeit eine meristematische Beschaffenheit: aus ihm entsteht eine die Höhle ringsum abgrenzende, harte, holzige Wand, bestehend aus einer dicken Schicht von sclerenchymatischen, dickwandigen, verholzten, punktirten Zellen, an welche von aussen Gefässbündel herantreten. Das innerhalb der holzigen Kammerwand liegende zartere Gewebe wird allmählich von der Larve verzehrt, letztere verpuppt sich schliesslich in der dann fast glattwandigen Höhlung. Jede der fertigen Wespen nagt zuletzt ein rundes Flugloch nach aussen.



Von gallenbildenden Aelchen würde endlich hierher gehören die *Anguillula devastatrix,* KÜHN. Dieser auf verschiedenen Pflanzenarten gedeihende Parasit verursacht erstens die Wurmkrankheit des Roggens und anderer Halmfrüchte, die in manchen Gegenden Deutschlands häufig ist und den Namen Stock, Knoten oder Kropf führt. Die Aelchen leben hier, wie zuerst KARMRODT[2]) und genauer KÜHN[3]) gezeigt haben, in den Internodien des jungen Halmes und in der Basis der Blattscheiden. Die Folge ist, dass an den Roggenpflanzen Ausgang Winters die ersten Blätter gelb werden, dann lauter schmal linealische, kürzere Blätter sich entwickeln, welche dicht bei einander stehen, indem der Halm kurz, stockig bleibt; die Internodien sind verkürzt, die Blattbasen breiter als gewöhnlich. In dem Parenchym zwischen den Gefässbündeln liegen Eier, Larven und geschlechtsreife Anguillulen oft reihenweise. Gewöhnlich treibt die Pflanze keinen Halm, der Stock wird gelb und stirbt bald ganz ab. Doch kommen auch bisweilen die Halme zur Entwicklung und bringen Aehren; dabei bleiben sie entweder sehr kurz oder können vollkommene Halmlänge erreichen. Die Aelchen finden sich dann im Halme und selbst in der Aehrenspindel. KÜHN (l. c.) hat gezeigt, dass mit diesem Aelchen das Kardenälchen *(Anguillula Dipsaci,* KÜHN), identisch ist. Dieses bewohnt das Zellgewebe im Innern der Kardenköpfe, sowie die Fruchtknoten und den Grund der Haarkrone derselben und ist die Ursache der Kernfäule der Kardenköpfe, wobei das Zellgewebe derselben sich bräunt

---

[1]) Vergl. STRASSBURGER in Bot. Zeitg. 1873, pag. 105.

[2]) Zeitschr. des landw. Ver. f. Rheinpreussen 1867, pag. 251.

[3]) Zeitschr. des landw. Centralver. d. Prov. Sachsen 1867, pag. 99 und Sitzungsber. d. naturf. Gesellsch. Halle 1868, pag. 19.

und vertrocknet, die Fruchtknoten zu verkümmerten Körnern mit fast doppelt so grosser Haarkrone als gewöhnlich sich entwickeln. Jenen Beweis hat KÜHN dadurch erbracht, dass er Stücke kernfauler Kardenköpfe mit Roggen aussäete und dadurch an den Roggenpflanzen den Stock entstehen sah, während nicht in dieser Weise behandelter Roggen gesund bleibt. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass diese *Anguillula* auch noch andere Nährpflanzen hat. Die grosse Lebenszähigkeit (KÜHN beobachtete Wiederbelebung der Aelchen nach 2jährigem Eingetrocknetsein), die Kleinheit und ungeheure Menge dieser Thiere erklären die constatirte grosse Ansteckungsfähigkeit der Stockkrankheit, welche durch Erde von erkrankten Feldern, durch die Hufe der Thiere und das Schuhwerk der Menschen verbreitet werden kann.

3. Knospengallen. Diese schliessen sich insofern an die Stengelgallen an, als es das Achsenorgan der Knospe ist, welches sich vergrössert und die Larvenkammern enthält. Doch treten wieder verschiedene morphologische Typen auf, für welche zwei Eichen-Cynipidengallen als Beispiel dienen mögen, die von *Cynips terminalis* und die von *Cynips foecundatrix*.



(B. 132.) Fig. 44.

Artischokenförmige Knospengalle von *Cynips foecundatrix* auf *Quercus pedunculata*. A Durchschnitt durch eine Galle, zeigt von den vergrösserten Schuppen umgeben die eigentliche Innengalle mit der Larvenkammer unter dem Scheitel. B Durchschnitt durch eine reife Innengalle, schwach vergrössert. C aufeinander folgende Formen der Schuppenblätter der Galle, a—f von aussen nach innen.

Bei *Cynips terminalis* wird aus einer End- oder Seitenknospe im Frühling statt eines belaubten Sprosses eine schwammige, bleiche oder rothbäckige Galle, bisweilen von der Grösse einer Kartoffelknolle, mit der sie auch morphologisch insofern übereinstimmt, als sie das vergrösserte Achsenorgan ist, an welchem die Blattbildung vollständig unterdrückt ist und nur am Grunde noch Knospenschuppen sitzen. Durch ungleichmässiges Wachsthum wird der Körper mehr oder weniger längsrippig oder sogar gelappt. Die Oberfläche ist glatt, die Epidermis spaltöffnungslos. Das Parenchym ist mächtig entwickelt, schwammig wegen grosser lufthaltiger Intercellularen, die durch eine stellenweise fast sternförmige Gestalt der Zellen erzeugt werden; die Zellen sind chlorophylllos. Von der Basis aus durchziehen Gefässbündel anastomosirend und in verschiedenen Richtungen laufend das Parenchym. Letzteres ist durchsäet von den zahlreichen, kleinen Larvenkammern. Es sind anfangs runde Nester von interstitienlosem, meristematischem Parenchym, in der Mitte mit einer die Larve einschliessenden Höhlung. Dieselben sind von Fibrovasalsträngen umzogen, welche auch in das Meristem sich verlieren. Aus letzterem entsteht später eine die Kammerwand bildende Schicht dickwandiger, verholzter Sclerenchymzellen.

Im Gegensatz zu dieser Galle beruht die von *Cynips foecundatrix* erzeugte, bis 2,5 Centim. lange, artischokenförmige Galle auf einer mächtigen Entwicklung von Knospenschuppen. Statt zu normalen Winterknospen sich auszubilden, vergrössern sich die inficirten Knospen rasch. Sie fahren dann in der Bildung von Knospenschuppen fort, d. h. es werden keine Laubblätter angelegt, sondern nur die Nebenblätter derselben in veränderter Form und Grösse ausgebildet, und zwar kommt deren eine ungewöhnlich grosse Zahl zur Entwicklung. Die Achse der Knospe nimmt nämlich mehr eine napfförmige, an die Eichelcupula erinnernde Form an. Die

Mitte, in welcher sich die eigentliche Galle befindet, ist etwas wallartig von der in die Breite entwickelten Achse umgeben, und dieser ganze Achsenwall ist mit dichtstehenden Schuppenblättern besetzt (Fig. 44 A). Letztere sind ziemlich dicht behaart; die äusseren haben breit eirunde Form, die dann folgenden sind immer länger und schmäler; die nach einwärts folgenden nehmen noch mehr an Breite, aber auch an Länge ab (Fig. 44 C). Die eigentliche Galle ist der verwandelte Vegetationskegel. Das Ei wird in diesen Kegel gelegt. Ueber dieser Stelle hört der Vegtationspunkt auf thätig zu sein, seine Zellen werden zu Dauerzellen, indem sie sich vergrössern und stark verdickte, gebräunte Membranen bekommen. Dagegen bleibt der von unten an die Stelle der Eiablage angrenzende Theil meristematisch, durch seine Zelltheilungen wird allmählich die Larvenkammer erweitert und abgerundet und der sie enthaltende Theil des Vegetationskegels zu einem etwas cylindrischen, eichelförmigen Körper verlängert, welcher nur im oberen Theile die Larvenkammer enthält, im übrigen massiv ist und aus einem weiten, parenchymatischen Mark und einer grünen Rinde besteht, beide von aufsteigenden Fibrovasalsträngen geschieden und eine Zeit lang in ihren Zelltheilungen fortfahrend, wodurch die Galle sich vergrössert. Trotz des starken Wachsthums sind Blattbildungen an diesem Vegetationskegel nicht entstanden. Diese beginnen erst unterhalb der eigentlichen Galle und zwar fährt diese Region noch lange in der Erzeugung neuer Blattanlagen fort, wenn jene schon ansehnliche Grösse erreicht hat. Nun erfährt die Galle ihre letzte Veränderung: bisher cylindrisch mit kegelförmigem Scheitel bekommt sie in der Höhe, wo das meristematische Gewebe an das Dauergewebe des Scheitels angrenzt, in einer ringförmigen Zone eine wallartige Wucherung des grünen Rindegewebes, welche sich immer weiter erhebt und endlich den spitzen Vegetationskegel überwallt, so dass die Galle zuletzt am Scheitel einen kleinen Krater hat, welcher von dem Vegetationskegel fast ausgefüllt ist. In den Rindenwall setzen sich die Fibrovasalstränge fort. Inzwischen hat die entwickelte Larve den grössten Theil des Markes der Galle ausgefressen; das ganze übrige Parenchym des Markes und der Rinde bräunt sich und verholzt. Die reife Galle fällt leicht zwischen den Schuppen heraus.

III. Gallen an Blättern.

Diejenigen Blattgallen, welche dadurch verursacht werden, dass der Parasit in das innere Gewebe des Blattes gelangt, rühren her theils von Anguillulen, theils von Gallmilben, theils von Dipteren, theils von Cynipiden. Hinsichtlich des morphologischen Charakters unterscheiden wir folgende Typen.

1. Verdickung der befallenen Blattstelle in Folge blosser Streckung der übrigens unverändert bleibenden Mesophyllzellen. Dieser Fall liegt vor bei der zuerst durch Scheuten[1]) und besonders durch Sorauer[2]) genauer bekannt gewordenen sogen. Pockenkrankheit der Blätter, welche durch Gallmilben *(Phytoptus)* an verschiedenen Pomaceen, besonders an Birnbäumen verursacht wird. Es bilden sich auf den Blättern verdickte, rundliche Flecken, die anfangs mehr blassgrün, später hell- oder dunkelbraun werden. Die Epidermis der Unterseite ist in Folge des Wachsthums des Mesophylls aufgetrieben und zeigt in der Mitte eine Oeffnung mit eingesunkenen, braunen, trockenen Rändern, den Galleneingang. Die Zellen des Mesophylls sind bedeutend verlängert, bei *Sorbus Aucuparia* fast wie Confervenfäden, wodurch die schwammige Beschaffenheit des Mesophylls bedingt wird. In den erweiterten Intercellulargängen befinden sich die Milben und deren Eier. Später verlassen die Thiere die dann sich bräunenden Pocken und überwintern in den Knospen, um im Frühlinge wieder die aus den Knospen sich entfaltenden Blätter zu befallen.

2. Verdickung der befallenen Blattstelle durch Uebergang des Gewebes in Meristem. Eine Menge der mannigfaltigsten Gallen auf Blättern,

---

[1]) Troschel's Archiv f. Naturgesch. 23. I., pag. 104.

[2]) Handbuch der Pflanzenkrankheiten, pag. 169.

zu denen auch diejenigen gehören, welche im engeren Sinne und nach gewöhnlichem Sprachgebrauch als Gallen oder Galläpfel bezeichnet werden, entstehen dadurch, dass das in der Umgebung des in der Blattmasse sich entwickelnden Parasiten gelegene Gewebe in Meristem übergeht, durch dessen Wachsthum die Galle entsteht und durch dessen spätere Differenzirung bestimmte Gewebeformen in der Galle sich ausbilden können. Auf diese durch ihre Entstehung als endogene Neubildungen von allen anderen Gallen der Blätter unterschiedenen Cecidien kann der Ausdruck Gallapfel beschränkt werden (im Gegensatz zu Beutelgallen, Rollen etc.).

a) Aelchengallen. An den Blättern von *Achillea Millefolium* erzeugt eine *Anguillula* knotenartige, härtliche Anschwellungen der Blattsegmente und der Blattspindel. Dieselben entstehen als eine Hypertrophie des Blattparenchyms, wodurch dieses nach beiden Seiten hin ausgeweitet wird und eine Höhlung bekommt, in welcher mehrere Aelchen sich befinden. Das Gewebe ist ein fleischiges, aus vergrösserten, ungefähr runden Zellen bestehendes, mehrschichtiges Parenchym, in welchem auch Fibrovasalstränge verlaufen. Aehnliche Anguillulengallen kennt man an den Blättern von *Leontopodium alpinum*[1]), *Falcaria Rivini*[2]) und an denjenigen von *Agrostis canina* und *Festuca ovina.*[3])

b) Durch Gallmücken und Gallwespen erzeugte Galläpfel. Ueber den Bau dieser Ceciden sind meist auf Cynipidengallen der Eichen bezügliche Untersuchungen angestellt worden von LACAZE-DUTHIERS[4]) und PRILLIEUX[5]), von Letzterem zugleich unter Berücksichtigung der Entwicklungsgeschichte. Hiernach und nach meinen, sowol an Dipteren-, wie an Cynipidengallen angestellten entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen besteht der erste Anfang dieser Gallen darin, dass das Mesophyll an der Stelle, wo der Parasit (die aus dem in das Blatt gelegten Ei ausgekommene Larve) sich entwickelt, in ein Meristem übergeht. Die Veranlassung dazu scheint in manchen Fällen, z. B. bei Gallwespen, erst gegeben zu werden, wenn die Larve aus dem abgelegten Ei sich entwickelt hat. In anderen Fällen, z. B. bei den Blattwespen-Gallen an den Weidenblättern, geschieht die Entwicklung der Galle schon während des Eizustandes, die Veranlassung wird also wahrscheinlich schon bei der Eiablage gegeben, in nicht näher bekannter Weise. Durch Wachsthum dieses Meristems entsteht der Gallenkörper, der bald als eine Verdickung der Blattmasse nach beiden Seiten hin vortritt, bald nur an der einen Blattseite hervorwächst, wobei er von der ursprünglichen, zugleich mit sich vergrössernden Epidermis überzogen sein oder auch als ein mit neugebildeter Epidermis bekleideter Körper aus dem Gewebe hervorbrechen kann. Zwischen diesen Typen kommen Uebergänge vor. In dem Bau der Gallenwand kann man hier meist folgende drei Gewebe unterscheiden, in welche sich das ursprüngliche Meristem differenzirt. 1. Die Aussenschicht, bestehend aus der Epidermis, bisweilen einer darunterliegenden Korkschicht und aus einer mehr oder minder mächtigen Schicht weichwandiger Parenchymzellen von übrigens sehr mannigfaltiger Beschaffenheit. 2. Die Hartschicht oder Schutzschicht, *couche protectrice*, LACAZE-DUTHIERS', eine aus verholzten, sehr dickwandigen, punktirten Sclerenchymzellen bestehende

---

1) A. BRAUN in Sitzungsber. d. Gesellsch. naturf. Freunde, Berlin 16. März 1875.

2) v. FRAUENFELD in Verh. d. zool. bot. Gesellsch., Wien 1872, pag. 396.

3) MAGNUS, Verh. d. bot. Ver. d. Prov. Brandenburg 1875 u. 1876.

4) Ann. des sc. nat. 3. sér. T. XIX. pag. 273 ff.

5) Ann. des sc. nat. 6. sér. T. III. pag. 113 ff.

Schicht von wechselnder Mächtigkeit. 3. Die Innenschicht oder das Gallenmark, *couche alimentaire*, LACAZE-DUTHIERS', eine aus zartwandigen, kleinen, mit trübem Protoplasmainhalt erfüllten Parenchymzellen bestehende, mehr oder minder mächtige, die Larvenkammer auskleidende Schicht, welche von der Larve allmählich verzehrt wird, zum Theil wol auch allmählich in Bestandtheile der Schutzschicht sich umwandelt. Die Unterscheidung dieser drei Gewebe ist nicht bloss in anatomischer, sondern vorzüglich auch in physiologischer Beziehung, insofern als die Gallen Ernährungs- und Schutzorgane des in ihnen lebenden Parasiten sind, gerechtfertigt. Die von LACAZE-DUTHIERS ausserdem noch benannten Schichten *couche sous-épidermique, couche spongieuse* etc. bezeichnen nur einzelne Zonen der Aussenschicht mit Rücksicht auf die Zellformen, die aber bei den verschiedenen Gallen ausserordentlich mannigfaltig sind. Die Fibrovasalstränge verlaufen meist in der Aussenschicht oder, wo diese sehr dünn und das Mark sehr mächtig ist, in letzterem. In Gallen, welche nur kurze Zeit functioniren (vom Parasiten bald wieder verlassen werden) kann die Schutzschicht ganz fehlen, Aussen- und Innenschicht grenzen aneinander oder sind wegen ihrer ähnlichen Beschaffenheit nicht differenzirt, wie z. B. bei den *Nematus*-Gallen an den Weidenblättern. Diese werden rasch vom Parasiten ausgefressen und dann verlassen.

Die Stelle, durch welche das Insekt in das Blatt eingestochen hat, um das Ei abzulegen, wird meistens bald durch Wachsthum der umgebenden Zellen wieder geschlossen und bleibt an einer gewissen unregelmässigen Form dieser Zellen (*tissu cicatriciel*, PRILLIEUX's), kenntlich (Fig. 46 w). Die Galle der *Cecidomyia fagi* auf der Oberseite der Buchenblätter hat an der Unterseite des Blattes einen konischen Fortsatz, der von einem äusserst feinen Kanal durchbohrt ist, welcher am Scheitel des Fortsatzes als ein Pünktchen endigt und von papillen- oder keulenförmigen Haaren wie mit lockerem Gewebe ausgefüllt ist, die aus den den Kanal bildenden Zellen entspringen.

Vielfach ist eine bestimmte Beziehung der Stellung der Galle zu den Theilen des Blattes zu erkennen, besonders bei denjenigen, welche auf einer Seite des Blattes über die Oberfläche desselben hervortreten und mit relativ schmaler Basis inserirt sind. Die meisten Cynipidengallen der Eichenblätter stehen auf der Unterseite des Blattes; die glatten, eikegelförmigen Gallen der *Cecidomyia fagi* auf der Blattoberseite. Manche sind über die ganze Blattfläche zerstreut ohne bestimmte Beziehung zu den Nerven, wie z. B. die Eichenblattgallen der *Cynips Malpighi*, F. und *Cynips Reaumurii*, HARTIG. Andere sind streng auf die Blattrippen beschränkt; so die häufigen kirschengrossen, kugeligen Gallen der *Cynips quercus folii* und andere ähnliche kleinere Gallen der Eichenblätter; desgleichen die der *Cecidomyia fagi*, HARTIG. Die braunhaarigen, kegelförmigen Gallen der *Hormomyia piligera* auf der Oberseite der Buchenblätter stehen fast ausnahmslos in der Achsel zwischen der Mittelrippe und den Seitenrippen, oft zu mehreren beisammen.

Bemerkenswerth ist die Art, wie der hier in der Galle vollständig eingekerkerte Parasit zuletzt in Freiheit gesetzt wird. In den meisten Fällen nagt er sich selbst durch die Gallenwand eine runde, lochförmige Oeffnung. In einigen Fällen wird aber die Befreiung durch einen organischen Prozess, der von der Galle selbst ausgeht, vermittelt. Die Gallen von *Cecidomyia ulmaria*, BR., auf *Spiraea ulmaria* werden am Scheitel in Form einer Spalte oder von Klappen geöffnet, wobei jedenfalls Gewebespannungen, vielleicht zugleich auch Kraftanstrengungen der sich befreienden Puppe betheiligt sind. Die harten, auf

beiden Seiten ungefähr halbkugelig vorspringenden Gallen der *Cecidomyia tiliacea*, Br., auf den Lindenblättern öffnen sich durch deckelförmiges Abspringen des Obertheiles der Galle an der einen Blattseite. Endlich findet die Bildung eines neuen Mündungskanales aus dem Gallenmarke nach Sprengung der Aussenschicht statt bei den unten beschriebenen Gallen der *Hormomyia Capreae* auf den Weidenblättern.

Hinsichtlich der Lebensweise zeigen die Cecidomyien und Cynipiden, welche Galläpfel an Blättern verursachen, ein doppeltes Verhalten: sie überwintern entweder innerhalb der Gallen, die auf dem abgefallenen Laube sich befinden, als Larven oder Puppen, um erst im nächsten Frühlinge als geflügelte Insekten aus diesen auszuwandern, oder sie verlassen die Galle schon in demselben Sommer, in welchem diese entstanden ist, und überwintern als Puppen oder fertige Insekten in der Erde etc. Die geschlechtsreifen Thiere begeben sich im Frühjahr auf das neue Laub, um entweder in ganz junge, im Knospenzustande befindliche oder in schon weiter entwickelte Blätter die Eier abzulegen, worauf hier wieder dieselbe Galle erzeugt wird. Dieser einfache Entwicklungsgang, wie er nach der bisherigen Vorstellung für allgemein gültig gehalten wurde, dürfte nach den neuesten Entdeckungen Adler's[1]) bezüglich mehrerer eichenbewohnender Cynipiden nicht zutreffend sein, indem hier ein Generationswechsel besteht und die beiden Gallenwespengenerationen auch zwei verschiedene Gallen erzeugen, die man bisher für diejenigen zweier verschiedener Cynipiden gehalten hat. Die linsenförmigen Gallen des *Neuroterus fumipennis*, Hartig, bilden sich auf den Eichenblättern im Juli. Die Wespen schlüpfen Ende des Winters aus ihnen aus und legen schon im März ihre Eier in die Knospen, und zwar nur ein oder wenige in jede Knospe. Es bilden sich dann schon im Mai einzeln oder zu wenigen auf einem Blatte befindliche kugelige, krautartige, in der Blattmasse liegende und beiderseits vorragende Gallen, aus welchen die total verschiedene Gallwespe *Spathegaster albipes*, Schenck, im Juni ausfliegt. Diese begiebt sich auf die noch nicht ausgewachsenen Blätter und legt hier ihre Eier ab, worauf sich oft zu hundert und mehr auf einem Blatte die Linsengallen entwickeln, welche den *Neuroterus* hervorbringen. Letzterer ist die geschlechtslose Generation, während *Spathegaster* sexuell ist.

Der Schaden, der durch die Blattgallen verursacht werden kann, beruht darauf, dass ein übermässig stark damit besetztes Blatt in seiner Formausbildung behindert wird, und dass wenn alle oder viele Blätter eines und desselben Sprosses befallen sind, Kümmerniss der Zweige die Folge ist. So kommen z. B. die Gallen der Buchengallmücke *(Cecidomyia fagi)* bisweilen in solcher Menge auf einem Blatte vor, dass man von dem letzteren selbst wenig oder nichts sieht; solche Blätter werden dann oft nicht 2 Centim. lang, krümmen sich rückwärts und sehen aus wie eine Stachelkugel, an der oft keine Spur grüner Blattmasse mehr vorhanden ist.

Die hauptsächlichsten Typen der Galläpfel mögen hier an einigen Beispielen entwicklungsgeschichtlich geschildert werden.

Die kleinen Galläpfelchen, welche *Hormomyia Capreae*, Wtz., an den Blättern von *Salix Caprea* und verwandten Arten erzeugt, sind 1—2 Millim. gross, hart, glatt, gelblich, an beiden Seiten der Blattfläche fast halbkugelig erhaben und zeigen auf der Unterseite an ihrem Scheitel ein kreisrundes Loch. Nach der Einwanderung des Parasiten, welche immer von der

[1]) Beitr. zur Naturgeschichte d. Cynipiden in Deutsche entomol. Zeitschr. 1877, L, pag. 209 ff. — Vergl. auch G. Mayr in Verhandl. d. zool. bot. Ges. Wien XXVII. Sitzungsber., pag 20.

Unterseite zu geschehen scheint, findet man die Blattmasse daselbst in ihrer ganzen Dicke angeschwollen (Fig. 45 A). Im gesammten Mesophyll ist ein starkes Wachsthum und eine bedeutende Vermehrung der Zellen eingetreten. Die Streckung der Zellen hat in der Richtung der Dicke des Blattes stattgefunden, und die Theilung der Zellen durch Scheidewände rechtwinkelig dazu. So stellt das Gewebe ein Meristem dar von kleinen, ungefähr rechteckigen, plasmareichen Zellen, welche sehr deutlich in parallelen Reihen rechtwinkelig zur Blattfläche geordnet, stellenweise auch, wo die Quertheilung minder lebhaft gewesen ist, in dieser Richtung schlauchförmig gestreckt sind. Nach den Seiten hin geht das Gewebe in den normalen Bau des Blattes über. In der Mitte enthält der Meristemkörper eine längliche Höhlung, in welcher sich die Larve befindet. Die Zellen um dieselben sind nur wenig kleiner als die übrigen. Die Höhle setzt sich in einen engeren Gang fort, der aber äusserlich verschlossen zu sein scheint. Nachdem diese meristematische Anschwellung die doppelte bis dreifache Dicke des Blattes erreicht hat, beginnt die Gewebedifferenzirung und der weitere Ausbau der Galle (Fig. 45 B). Der grösste Theil des Gewebes, das Gallenmark, bleibt aus kleinen, unregelmässig eckigen, dünnwandigen, keine Intercellulargänge bildenden Zellen zusammengesetzt, die aber in Folge von Verschiebung jetzt ein sehr unregelmässiges Parenchym darstellen; kleine Gefässbündel gehen aus der umliegenden Blattmasse in dasselbe und verzweigen sich hier, sowol nach der unteren wie nach der oberen Hälfte der Galle. An beiden Seiten haben sich zwei bis drei, nur etwa durch eine Zellenlage von der Epidermis getrennte Zellschichten zu verholzten, sehr dickwandigen, getüpfelten, rundlichen Sclerenchymzellen (die Schutzschicht) ausgebildet. Auch quer durch das Blatt hindurch bildet sich rings um die Galle eine solche Schicht und stellt die Verbindung zwischen der oberen und unteren her, so dass die Galle von einem vollständigen Mantel von Sclerenchym umgeben wird. Die Entstehung der runden Oeffnung geschieht auf folgende Weise. Anfangs sind die Epidermis und die ihr zunächst angrenzenden Zellschichten noch über die Galle ausgespannt. In Folge des gegen die Unterseite hin am stärksten erfolgenden Wachsthumes des Gallenmarkes wird dieser Mantel hier geöffnet; das Gewebe weicht hier immer weiter auseinander und bildet den erwähnten runden Eingang. Gleichzeitig constituirt sich aber darunter aus dem Gallenmark eine Art neuer Mündung, die zugleich der Ausgang aus der Gallenhöhle ist. Das Gewebe bildet einige gegeneinander gerichtete Wülste, zwischen denen der Gang nach der Höhle sich erstreckt. Die an diesen angrenzenden Zellen der Wülste nehmen die Beschaffenheit einer cuticularisirten Epidermis an, sind auch mehr oder weniger papillenartig nach aussen gewölbt. Von aussen kann man oft unter der äusseren Mündung diese Wülste mehr oder weniger deutlich erkennen.

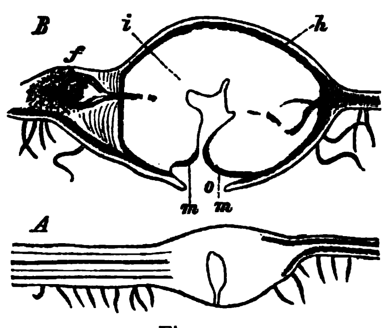


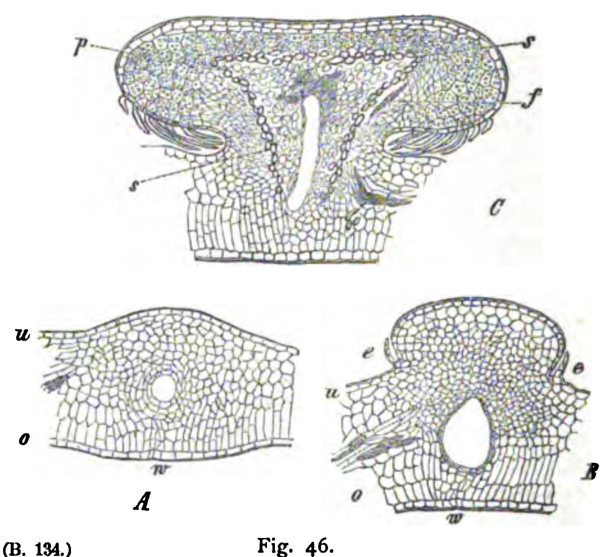
Fig. 45. (B. 188.)

Galläpfel der *Hormomyia Capreae*, Wtz., auf den Blättern von *Salix Caprea*, im Querschnitt des Blattes. A junger Zustand, Uebergang des Mesophylls in Meristem. In der Mitte die Larvenkammer. B nahezu ausgebildeter Zustand. h die Schutzschicht, i das Gallenmark, welches bei m m zu Wülsten auswächst, welche eine neue Mündung für die Larvenkammer bilden, nachdem die Aussenschicht und die Schutzschicht bei o in Form eines runden Loches sich geöffnet haben. f Fibrovasalstrang. 20fach vergrösserti.

Die Blattwespe *Nematus Vallisnerii*, Hartig, erzeugt an den Blättern von *Salix fragilis*, *alba*, *amygdalina* etc. in der Blattmasse sitzende, beiderseits vortretende, einer kleinen Bohne ähnliche, fleischige, oft rothgefärbte Anschwellungen. Sie entstehen bereits, wenn das Blatt eben aus der Knospe hervorkommt. An der Stelle, wo das Ei in das Gewebe eingeschoben worden ist, geht das gesammte Mesophyll in eine sehr lebhafte Vermehrung der Zellen über, woran auch die Epidermis durch tangentiale Zelltheilungen sich betheiligt. Es entsteht ein Meristem aus kleinen, plasmareichen Zellen. Das Gewebe wird hinsichtlich der Zellenform nicht gleichmässig: Da wo die Theilungen sehr lebhaft sind, werden viele enge, polyonale Zellen gebildet; an Stellen, wo die Theilung mit dem Wachsthum nicht gleichen Schritt hält, resultiren mehr gestreckte, schmale Zellenformen, deren längere Achse in der Querrichtung des Blattes liegt. Solche Stellen finden sich oft ohne Regel neben einander. Nach innen gegen die Larvenkammer hin werden die Zelltheilungen lebhafter,

das Gewebe kleinzelliger, trüber. Eine Schutzschicht wird hier nicht gebildet. Daher sind auch die äusseren Theile der Galle hier nicht gegen den Frass des Parasiten geschützt. Die unzeitige Zerstörung der Galle wird hier vermieden erstens dadurch, dass die Gallenwand schon eine ansehnliche Erstarkung erreicht, bevor die Larve aus dem Ei sich entwickelt hat, und zweitens dadurch, dass in Folge eines höchst energischen Fortganges der Zellenbildung es der Erstarkung der Gallenwand gelingt, den innen stattfindenden Frass eine Zeit lang zu überwiegen: immer werden nach innen neue papillenförmig sich vorwölbende Zellen, stellenweise ganze Gewebewülste vorgeschoben. Endlich, wenn die Entwicklung der Larve ihrer Reife sich nähert, gewinnt der Frass die Oberhand, die Larve zerstört endlich das ganze Gewebe der Galle bis auf wenige peripherische Schichten, und dann findet man auch die Gallen verlassen.

Die oft zu Hunderten auf der Unterseite der Eichenblätter befindlichen, zierlichen, hemdenknopfförmigen Gallen von *Cynips Reaumurii*, HARTIG, entstehen Anfang Juli auf den nahezu erwachsenen Blättern. Während noch kaum eine äussere Anschwellung den Ort des abgelegten Eies verräth, ist das Mesophyll rings um die in der Mitte liegende kleine, die junge Larve bergende Höhle in lebhafte Zelltheilung übergegangen (Fig. 46 A); das Gewebe hat den Charakter eines Meristem angenommen. Die an der Oberseite liegende Stichstelle ist durch Vernarbungsgewebe verwachsen, welches bisweilen noch zu erkennen ist (Fig. 46 A w). Vorwiegend ist die nach der Blattunterseite gelegene Hälfte des Mesophylls meristematisch geworden, was schon zeitig eine sanfte Erhebung der Oberfläche daselbst zur Folge hat. Dieselbe tritt dann bald stärker hervor, als ein convexes Polster, wobei am Rande desselben die Epidermis durchrissen wird (Fig. 46 B e). Das hervorgewachsene Polster, welches anfangs aus der deutlich unterschiedenen Epidermis und im Uebrigen nur aus Meristem besteht, ist der Anfang der eigentlichen Galle. Dieser Körper erstarkt nun beträchtlich und nimmt die abgeplattete Form der Galle an (Fig. 46 C). Während die Larve sich ins Innere der Galle zieht, indem es seine Höhle durch Ausfressen nach dorthin erweitert, beginnt die Gewebedifferenzirung der Galle, welche durch Fig. 46 C verdeutlicht wird. Eine schliesslich aus dickwandigen, porösen Sclerenchymzellen bestehende Schutzschicht s s umschliesst ein aus dünnwandigen, mit trübem Inhalt versehenen Zellen bestehendes Mark mit der Larvenkammer. Umgeben ist sie von der Aussenschicht, welche aus einem ziemlich grosszelligen, reich mit Stärkekörnern erfülltem Parenchym, stark cuticularisirten, mit rother Inhaltsmasse erfüllten Epidermiszellen und an der Scheitelfläche aus einer unter der Epidermis soeben sich bildenden Korkschicht besteht. Eine innere Zone der Aussenschicht, welche an die Seiten der Schutzschicht angrenzt, behält noch Meristemcharakter; sie bewirkt das allmähliche weitere Wachsthum der Galle in die Breite, und in ihr entstehen auch Fibrovasalstränge (Fig. 46 C f), welche Fortsetzungen derjenigen des Blattes sind. An der fertigen Galle hat sich der ganze Körper, und mit ihm sämmtliche Gewebe, beträchtlich in die Breite ausgedehnt; die Larvenkammer liegt jetzt, wie es durch die Anlage der Schutzschicht vorgeschrieben ist, als eine schmale Höhlung in querer Richtung. Jetzt ist auch die eigenthümliche



(B. 134.) Fig. 46.

Entwicklung der Galläpfel von *Cynips Reaumurii* auf den Blättern von *Quercus pedunculata*. A erster Anfang, B nächstes Stadium, C junger Gallapfel, u Unterseite, o Oberseite des Blattes, e Epidermis. w Vernarbungsgewebe an der Stichstelle der Wespe. s Schutzschicht der Galle, p stärkeführendes Parenchym derselben. f Fibrovasalstrang.

Haarbekleidung der Galle vollendet. Dieselbe beginnt zeitig am unteren Rande derselben und schreitet allmählich bis an den Rand der Scheitelfläche hinauf. Sie besteht aus starken, einfachen Haaren, welche alle gegen die Basis der Galle hin gekrümmt sind.

Als letzter Typus sei die von *Andricus (Cynips) curvator*, HARTIG, erzeugte Eichenblattgalle erwähnt, deren Entwicklungsgeschichte PRILLIEUX (l. c.) beschrieben hat. Hier befindet sich in dem grossen Hohlraum der stets neben einem Blattnerv stehenden Galle, entweder frei oder der Innenseite ihrer Wand leicht angeheftet, eine kleine, nierenförmige, harte Innengalle, welche die Larve enthält. Sie wird in ähnlicher Weise wie die vorige angelegt, aber frühzeitig hört der aus Schutzschicht und Mark bestehende Kern auf sich zu vergrössern und wird zur Innengalle, während die Aussenschicht weiter wächst, so dass eine Zerreissung eintritt und ein Hohlraum sich bildet, in welchem die Innengalle liegt. Die Aussenschicht bildet endlich an ihrer Innenseite eine Art neuer Schutzschicht von dickwandigen, punktirten Zellen.

Die von *Rhodites rosae*, L., an den Triebspitzen der Rosen erzeugten sogen. Bedeguare unterscheiden sich hauptsächlich durch die eigenthümliche starke Behaarung, welche dadurch entsteht, dass die peripherischen Zellen der Galle in vielfach verästelte, rothgefärbte Haargebilde sich verwandeln, von welchen die Galle ganz bedeckt wird. Jede Einzelgalle enthält eine Larvenkammer. Die Eier werden aber sehr zahlreich in die jungen Blätter der Knospen gelegt, und deshalb bleiben die Einzelgallen gewöhnlich zu einem grösseren Complex, dem Bedeguar, concentrirt; bisweilen liegen aber die Gallen mehr zerstreut, wenn die Eier dem Vegetationspunkt ferner gelegt worden oder durch Streckung der Theile auseinander gerückt sind.

IV. Gallen an Früchten.

Auch Fruchtknoten oder junge Früchte können zu Gallen werden, wenn gewisse Thiere in sie eindringen und sich in ihnen entwickeln. Damit ist eine Vereitelung der Samenbildung verbunden. Je nach dem Baue der Frucht und je nach der Species des Erzeugers ergeben sich dabei verschiedenartige Producte. So bewirkt die Gallwespe *Aulax Rhoeadis*, HARTIG, eine Anschwellung der Kapsel von *Papaver Rhoeas*, welche von der mehrkammerigen Galle ganz ausgefüllt wird; dieselbe entsteht aus einer Wucherung der Scheidewände. Dagegen erzeugt *Aulax minor*, HARTIG, in den Kapseln derselben Pflanze kleine, kugelige, den Scheidewänden angewachsenen Gallen.[1]) Und die Mohngallmücke (*Cecidomyia Papaveris*, WTZ.), deren Larven zahlreich in den Köpfen der Mohnarten leben und die Samenknospen fressen, bewirkt nur ein Zurückbleiben des Wachsthums und Verkümmern, keine eigentliche Gallenbildung. *Aulax Salviae*, GIR., erzeugt eine Galle, die aus kugeligen Anschwellungen der Mericarpien von *Salvia officinalis* besteht, die vom bleibenden Kelche umgeben sind. Ebenso werden durch die Gallmücke *Asphondylia Umbellatarum*, F. LW. die Mericarpien von *Pimpinella* und anderer Umbelliferen blasig aufgetrieben. *Asphondylia Grossulariae*, FITCH, bewirkt nach THOMAS[2]) eine Auftreibung und fleischige Verdickung des röhrenförmigen Theiles des Kelches der jungen Stachelbeeren, die Kohlgallmücke (*Cecidomyia Brassicae*, WTZ.), etwas aufgetriebene, zeitig gelb werdende Stellen der Schoten des Raps, Rübsens und Kohls. Die bemerkenswertheste hierher gehörige Galle ist das durch das Weizenälchen (*Anguillula Tritici*, ROFFR), verursachte sogen. Gicht- oder Radenkorn des Weizens. Die damit behafteten Pflanzen bleiben etwas niedriger und werden zeitiger gelb als die normalen, und in ihrer Aehre enthalten sie gewöhnlich lauter missgebildete Körner. Dieselben sind kleiner, durchschnittlich nur halb so gross als gesunde Weizenkörner, mehr abgerundet, schwarzbraun, haben eine dicke, harte, holzige Schale und enthalten

---

[1]) Vergl. G. MAYR, Europäische Cynipidengallen. Wien 1876.

[2]) Halle'sche Zeitschr. f. d. gesammt. Naturwiss. 1877, pag. 131.

eine weissliche, faserig-markige Substanz, welche aus nichts als aus zahllosen, regungslos in einander geschlungenen Aelchen besteht, deren jedenfalls mehrere Tausend auf ein Radenkorn kommen, und deren jedes 0,86 Millim. lang ist. Nach der von C. DAVAINE[1]) ausführlich beschriebenen, von HABERLAND[2]) bestätigten Entwicklungsgeschichte ist es sicher, dass diese Aelchen die Krankheit wieder erzeugen. Wenn die Thiere angefeuchtet werden, so beginnen sie nach einigen Stunden ihre Bewegungen. Die Gichtkörner können jahrelang trocken aufbewahrt werden, ohne dass die Thiere ihre Wiederbelebungsfähigkeit verlieren; es ist sogar ein Fall von Wiederbelebung nach 25 Jahren angegeben worden. Wenn die Körner im Boden erweichen und verwesen, so kommen die Aelchen in Freiheit und verbreiten sich im Boden, wo sie nach jungen Weizenpflanzen gelangen können (nach HABERLAND kann sich die Verbreitung im Boden bis auf 20 Centim. erstrecken). Ist das der Fall, so steigen sie zwischen den Scheiden derselben empor und kommen an die junge Aehre, wenn diese noch in den ersten Entwicklungsstadien sich befindet. Das Eindringen der Thiere in die Anlage des Fruchtknotens, nach HABERLAND auch in die Staubgefässe, hat das Auswachsen dieser Theile zur Galle zur Folge. Dieselbe erreicht schon frühzeitig ihre Grösse und enthält Anfangs nur einige der bis dahin geschlechtslosen Aelchen. Hier aber nehmen dieselben Geschlechtsdifferenz an; die Weibchen legen Eier in den Gallen und gehen dann zu Grunde, während aus den Eiern die geschlechtslosen Würmchen auskommen, die man in der fertigen Galle findet. Die Wand der letzteren besteht aus mehreren Schichten poröser Sclerenchymzellen, auf welche nach innen collabirte, parenchymatische Zellschichten folgen. — Man kennt auch auf anderen Gramineen ähnliche durch Anguillulen veranlasste Missbildungen der Fruchtknoten.[3])

---

[1]) Compt. rend. 1855, pag. 435, und 21. Juli 1856.

[2]) Wiener landw. Zeitg. 1877, pag. 456.

[3]) Vergl. A. BRAUN, Sitzungsber. d. Gesellsch. naturf. Freunde zu Berlin, 16. März 1875.

Die Morphologie der Phanerogamen.

Von

Prof. Dr. Oscar Drude.

Einleitung.

So vielgestaltig sich auch die Botanik unserer Zeit entwickelt und soviel Specialgebiete sich auch allmählich herausgebildet haben, so sind diese alle, sofern sie der reinen Wissenschaft angehören und nicht Fragen der Praxis berühren, doch nur Glieder jener vier Hauptgesichtspunkte, welche das ganze Gebiet der Pflanzenkunde unter sich theilen: der Morphologie, Physiologie, Systematik und Geographie der Pflanzen. Ein jeder dieser Gesichtspunkte verfolgt die Tendenz, die in seinen Bereich fallenden Gesetze in der Pflanzenwelt aufzuspüren, und zwar der Reihe nach die ihrer Gestaltung, ihres Lebens, ihrer natürlichen Verwandtschaft und ihrer räumlichen Vertheilung; vielfach berühren sich diese Gesichtspunkte, vielfach stehen sie einander untergeordnet da, behaupten aber dennoch eine grosse Unabhängigkeit von einander, obgleich sie aus praktischen Gründen in manchen botanischen Darstellungen (wie z. B. in ausführlich geschriebenen floristischen Arbeiten) gewaltsam und dann meist in Katalogform zusammengedrängt erscheinen.

Die allgemeine Morphologie pflegt derjenige Theil der Botanik zu sein, mit welchem die Anordnung des Stoffes botanischer Lehrbücher beginnt, und zwar aus leicht begreiflichen Gründen. Sie lässt uns den Aufbau jener natürlichen Apparate erkennen, deren Wirkungsweise in den Bereich der Physiologie fällt; letztere greift immerfort auf morphologische Verhältnisse zurück, und wären es auch nur solche der einfachsten Art, welche jeder Mensch aus langjährigen Anschauungen bewusst oder unbewusst in sich trägt; und so ist keine allgemeine Kenntniss der Pflanze denkbar ohne innige Verbindung von Physiologie und Morphologie. Aber noch viel weniger kann die natürliche Systematik einer genauen morphologischen Schulung entbehren, da sie darauf angewiesen ist, die Verwandtschaft nach dem Grade der Aehnlichkeit in der Gestalt und dem Aufbau der einzelnen Pflanzentheile zu bestimmen. Wir erkennen daher die Morphologie sogleich als unentbehrliche Stütze für zwei der drei anderen Hauptgesichtspunkte in der Botanik, und werden auch die Umkehrung dieses Verhältnisses, nämlich die Abhängigkeit der Morphologie von eben denselben, später noch viel ausführlicher zu wiederholten Malen zu berücksichtigen haben.

In dieser Abhandlung wird aber der Verfasser von der gesammten Morphologie nur einen Specialabschnitt zu behandeln haben, dessen Grenzen nunmehr etwas schärfer zu präcisiren sind. Die Theilung der Morphologie in die der Kryptogamen und Phanerogamen ist für jeden selbstverständlich, der diese beiden

Hauptabtheilungen des Pflanzenreichs kennt. Da schon die Gefässkryptogamen in monographischer Weise unter voller Berücksichtigung ihrer eigenen Morphologie bearbeitet sind (s. pag. 147), und da von den Moosen und Thallophyten ähnliche Monographien bearbeitet werden, so soll es sich hier nur um die morphologischen Verhältnisse der drei höchsten Pflanzenklassen, der Gymnospermen, Mono- und Dicotyledonen handeln, an deren Schilderung sich dann in einer späteren Abhandlung als direkte Nutzanwendung die auf die morphologischen Verhältnisse gestützte Systematik derselben drei Klassen anschliessen soll. Aber selbst von diesen Phanerogamen ist hier die Morphologie nicht erschöpft, es ist vielmehr nur deren eine Hälfte zu finden. Um die morphologischen Verhältnisse in ihrer Gesammtheit zu schildern, stehen zwei Methoden zu Gebote: die eine betritt den Weg, welchen die Botanik in ihrer historischen Entwicklung durchlaufen hat; sie hebt mit der rohesten Betrachtung der pflanzlichen Theile an, sucht dieselben in gewisse Kategorien zu gliedern und zusammenzufassen, beschäftigt sich dann mit der feineren Ausarbeitung der gewonnenen Kategorien, geht immer mehr in das Kleinere hinein und endet damit, jedes Organ und jedes Organstückchen in seine Componenten, in die Zellen, aufzulösen und auf das Zellbildungsgesetz zurückzuführen. Die andere Methode verfährt im Gegentheil aufbauend; sie geht von der Kenntniss der vegetabilischen Zelle aus, sieht deren viele sich zu grösseren Complexen vereinigen, untersucht deren Wachsthumsgesetze, sieht aus den so erkannten Geweben ganze Pflanzentheile entstehen, untersucht auch deren gemeinschaftliches Wachsthumsgesetz und verweilt dann bei dem Chaos der verschiedenen Pflanzenformen, um daselbst die auf entwicklungsgeschichtlichem Wege gewonnenen Resultate im Grossen zu verwerthen und zu einem natürlichen Bilde zusammenzustellen. Diese letztere Methode wird von der modernen Botanik, und wol mit Recht, bevorzugt; jedenfalls müssen die Resultate beider Methoden sich decken, auf die eine oder andere Weise muss ein Gesammtbild gewonnen werden. Am erschöpfendsten wird aber die Morphologie erläutert, wenn beide Methoden neben einander auftreten, und so erfordert es der Gesammtplan dieses »Handbuchs der Botanik«. Die Histiologie und die vergleichende Anatomie der Phanerogamen sind hier ausgeschlossen und besonderen Abhandlungen zur fachgemässen Darstellung überlassen, welche die Entwicklungsgeschichte zu ihrer Fahne erheben. Die sich mit dem Aufbau der Pflanzen aus Organen, nicht aus Zellen, beschäftigende und die Organe speciell betrachtende Morphologie ist der Gegenstand meiner Abhandlung; sie hätte daher den Titel »Organographie der Phanerogamen« erhalten können, wenn nicht unter der Bezeichnung »Organographie« jene ermüdende Aufzählung von botanischen Kunstausdrücken ohne den leitenden Faden allgemeiner Morphologie verstanden zu werden pflegte, welche in den älteren Lehrbüchern der Botanik einen sehr grossen, aber nicht eben sehr interessanten Theil ausmachte. Denn wenn jetzt zu einer wissenschaftlichen Behandlung der Morphologie der Blüthenpflanzen dieselbe in zwei den beiden geschilderten Methoden entsprechende Theile zerlegt wird, so sollen dieselben nicht neben einander hergehen, ohne auf einander zu verweisen, sondern im Gegentheil unter unausgesetzter gegenseitiger Berücksichtigung. Die aufbauende Methode sowol als die vom Grossen in's Kleinere gehende und so zergliedernde geben es alsdann auf, das ihnen vorliegende Material bis zum letzten Grunde zu erschöpfen; jede hört an der ihr principiell zukommenden Grenze auf und überlässt das jenseits liegende

Gebiet der anderen. Das Grenzgebiet aber gehört beiden zugleich an, und es ist nothwendig, von ihm aus in das fremde Gebiet zu verweisen, damit die Einheit nicht verloren gehe und der Leser stets daran erinnert werde, dass in jeder Abhandlung eine grosse Lücke gelassen sei, welche die andere ausfüllen soll. Nicht selten wird daher der geneigte Leser hier durch Andeutung allgemeiner Resultate aus der vergleichenden Anatomie auf das hier Fehlende aufmerksam gemacht. In einem Theile aber lässt sich auch bei den Phanerogamen eine Trennung beider Methoden nicht mehr genau durchführen, nämlich bei der Schilderung der Blüthe. Nicht nur deren äussere Erscheinung, sondern auch der Kernpunkt, die Sexualitätslehre, ist meiner Abhandlung überwiesen, und damit sind auch hier kurze entwicklungsgeschichtliche Darstellungen wenigstens auf diesem Gebiete nothwendig geworden.

Nachdem ich so meine Aufgabe präcisirt habe, scheint es nothwendig, noch einige Worte über die hier gewählte Darstellungsmethode vorauszuschicken, namentlich in Bezug auf die gesammte Literatur und Streitfragen der Gegenwart. Das »Vorwort des Herausgebers« dieses Handbuch's (s. pag. V und VI) ist mir dabei maassgebend; ich habe es aus dem Grunde dem Zwecke des Buches nicht entsprechend gehalten, wenn den Literaturcitaten ein übergrosser Raum gespendet würde, und doch war es auf der anderen Seite nothwendig, sowol meine vorzüglicheren Quellen als die zur Ergänzung dieser Abhandlung dienenden ausführlicheren Schriften anzugeben. In Bezug auf letztere ist in der Morphologie, in welcher fast jeder Monograph genannt werden kann, die Auswahl sehr schwierig, und ich will gern im Voraus bekennen, dass dieselbe besser hätte getroffen werden können; sie ist jedenfalls sehr unvollständig, aber sie soll es auch meiner Absicht nach sein. Noch weniger wollte ich diese Bogen zu einem Tummelplatz der in der Morphologie an dieser und jener Stelle gegenwärtig herrschenden Discussionen machen, wenn nicht die Wichtigkeit des Gegenstandes eine Erläuterung der verschiedenen Meinungen nothwendig machte; oft habe ich daher eine Entscheidung zu treffen gewagt, wo dieselbe noch nicht nach dem allgemeinen Urtheil festgestellt ist, und es mögen die Verfechter anderer Meinungen nicht voraussetzen, dass mir in jedem Falle ihre Ansicht unbekannt geblieben sei, wo sie dieselbe nicht citirt finden. Die zur Nachuntersuchung vorgeschlagenen Beispiele zu den Lehrsätzen habe ich wo möglich aus der einheimischen Flora gewählt, wo diese nicht ausreichte, aus Gewächshauspflanzen; für besondere Fälle musste ich die Pflanzen zu Beispielen wählen, wie sie vorliegen. In den Abbildungen habe ich dagegen gern auch unbekanntere Pflanzen zu Beispielen herangezogen. — Diese meine Darstellung der Morphologie der Phanerogamen ist also bestimmt, ein kurzes, aus dem überreichen Stoff das Wichtigere auswählendes, methodisch verfasstes und deshalb darstellendes, nur selten katalogisirendes Compendium von der äusseren Gliederung der Blüthenpflanzen nebst deren Sexualitätsverhältnissen unter hinweisender Berücksichtigung der vergleichenden Anatomie und Entwicklungslehre zu geben.

Historische Entwicklung.

Die wissenschaftliche Morphologie, der es um mehr als um eine Anhäufung verschiedener Kunstausdrücke zu thun ist, ist erst wenige Decennien alt; sie hat sich aus der seit den ältesten Zeiten botanischer Literatur nothwendig gewordenen und immer mehr vervollkommneten Beschreibung der Pflanzen in bestimmten Formen herausgebildet. Um die Art und Weise seiner Beschreibungen richtig

würdigen zu können und dem Leser das Wiedererkennen seiner Pflanzen zu ermöglichen, hielt es schon FUCHS in seiner »Historia Stirpium« 1542 für nothwendig, der von ihm angewendeten Terminologie einige Seiten zu widmen, und derselbe Beweggrund veranlasste die späteren Botaniker dazu. [Vergl. SACHS, Geschichte der Botanik etc., München 1875]. Die handschriftlich weiter überlieferte »Isagoge phytoscopica« von JUNGIUS gab, von RAY 1693 an das Licht gezogen und bereichert, der Terminologie eine vollendetere Form, welche ihren vollen Einfluss auf LINNÉ ausübte. Wenn dieser auch um Darstellung der Kunstausdrücke, um deren einheitliche und sehr zweckmässige Verwendung von seiner Zeit an bis zur Gegenwart die grössten Verdienste sich erworben hat, so ist doch nie zu vergessen, dass er die Morphologie nur als etwas sehr Untergeordnetes und nur als Mittel zum Zweck Wichtiges betrachtete. Nur um die Diagnosen seiner Arten in jener ausgezeichneten Knappheit und in gedrängtem Inhaltsreichthum mit den wenigsten Worten verfertigen zu können, schuf er auch für die damalige Morphologie in seiner »Philosophia botanica« 1751 ein fertiges Lehrsystem; aber wie wenig er von morphologischen Forschungen und von der die wissenschaftliche Morphologie allein fördernden Untersuchungsmethode durchdrungen war, geht schon zur Genüge daraus hervor, dass er sein Lehrsystem auch für die Zukunft unverändert weiter bestehen sehen wollte. Und thatsächlich bestand seine Terminologie als morphologischer Theil der von allen Botanikern verfassten Lehr- und Handbücher bis zum Jahre 1830 im Princip ungeändert und nur wenig vermehrt und weiter ausgeführt, ohne dass die Morphologie als auf eigenen Principien weiter sich entwickelnder Zweig der Botanik aufgetreten wäre. Denn sogar die für ihre Zeit ausserordentlich hoch dastehende »Théorie élémentaire de la Botanique« von A. P. de CANDOLLE (2. Aufl. 1819) kann nicht als principielle Umarbeitung der Morphologie betrachtet werden, weil in ihr das LINNÉ'sche Lehrgebäude unter dem Titel »Glossologie botanique« in bester Form erschien, und die wesentlich morphologischen Betrachtungen ebenfalls unter dem Kapitel der natürlichen Systematik nur zu dem Zweck angestellt werden, um für das angestrebte System die von der Natur verlangte Basis zu erzielen. Deswegen steht auch desselben berühmten Verfassers »Organographie végétale«, Paris 1827, noch auf demselben Standpunkte, muss aber von diesem aus als ein vorzügliches und noch heute sehr lehrreiches Buch betrachtet werden. — Die einzige Veränderung, welche die Speculation in den damaligen Zustand morphologischer Denkweise brachte, war die GOETHE'sche Metamorphosenlehre, von ihm selbst und seinen Anhängern vielfach ausgebaut, ohne an Klarheit zu gewinnen, nachdem in der ersten Schrift: »Versuch, die Metamorphose der Pflanzen zu erklären«, Gotha 1790, die Anregung dazu gegeben war. Es würde unnütz sein, hier die weitere Einwirkung dieser Lehre auf die Herausbildung der wissenschaftlichen Morphologie zu erläutern; Thatsachen hat sie derselben kaum überliefert, während die organographischen Darstellungen der älteren Lehrbücher wenigstens fundamentale Kenntnisse lieferten und zu deren Förderung Veranlassung gaben, wenn sie auch ohne Klarheit aufgehäuft neben einander liegen blieben. Da in der Metamorphosenlehre GOETHE's nur eine Anschauungsweise lag, welche die heutige Wissenschaft richtig zu beurtheilen vermag, da aber die verschiedenen Anschauungsweisen der Natur nicht immer mit dieser in nothwendigem Zusammenhange stehen, so mag es genügen, auf WIGAND's »Kritik und Geschichte der Lehre von der Metamorphose der Pflanze« (Leipzig 1846) zu verweisen, als auf eine dieses Kapitel der Geschichte der Botanik ausführlich erläuternde Schrift. —

Ein Mann allerdings hatte inzwischen eine Reihe morphologischer Untersuchungen zu Tage gefördert, welche die ganze Methode der Botanik schon frühzeitig hätten umändern müssen, wenn sie nicht erst später so gewürdigt wären, wie sie es verdienten. Dieser Mann war R. Brown, der weder ein eigenes System noch Lehrbuch der Botanik herausgegeben hat, der aber wie sonst Niemand in jener Zeit der descriptiven Methode geistvolle Abhandlungen aus dem Gebiet der natürlichen Systematik schrieb, welche ihn auch zu tiefsinnigen Untersuchungen über den Blüthen- und Fruchtbau veranlassten und vollständig im Sinne der heutigen Botanik verfasst sind. Er behandelte die Morphologie nicht als Mittel zu einer klaren Beschreibung allein, sondern er erkannte die gegenseitige Abhängigkeit, in der wahre Systematik und Morphologie zu einander stehen, und indem er bald von diesem, bald von jenem der beiden Gebiete ausging, erhielt er für beide gleich wichtige Resultate. So sind seine Abhandlungen (gesammelt als »Vermischte botanische Schriften«, 1825—1834) ein Muster der Methode und enthalten eine bis auf den heutigen Tag noch nicht völlig erschöpfte Quelle reichen Wissens. — Auf ihn verwies daher auch der begeisterte Reformator der botanischen Methode, Schleiden, als auf ein Muster einzig in seiner Art. Denn thatsächlich war in den zu jener Zeit erschienenen Lehrbüchern, von denen ich das von A. Richard (Nouveaux éléments de Botanique; VI. édit., Brux. 1833), von S. Endlicher und F. Unger (Grundzüge der Botanik, Wien 1843), von S. Kunth (Lehrbuch der Botanik, Berlin 1847), und namentlich das von A de Jussieu (»Cours élémentaire de Botanique« als Theil eines »Cours élémentaire d'Histoire naturelle«) als die bekanntesten und inhaltsreichsten nenne, in Bezug auf Methode und Anordnung der Morphologie sehr viel zu vermissen, obgleich einige sehr gut durchdacht waren, besonders das letztgenannte noch heute in vielen Stücken vorzüglich genannt werden muss und auch schon auf dem Boden moderner Untersuchungen steht. Als das ausführlichste Werk, welches das Bestreben, die zur Beschreibung nothwendigen Kunstausdrücke übersichtlich zusammen zu stellen, geschaffen hat, sei noch Bischoff's »Handbuch der botanischen Terminologie und Systemkunde« erwähnt, dessen erster, im Jahre 1833 erschienener Band als ergiebigste Quelle für die sich auf die Phanerogamen beziehenden Termini betrachtet werden kann und dieselben zugleich durch zahlreiche Abbildungen erläutert. Einen viel kürzeren, aber der Systematik genügenden Abriss darüber geben in guter Weise Maout et Decaisne im ersten Theile ihres »Traité général de Botanique descriptive et analytique«, Paris 1876. Solche Bücher enthalten nicht nur eine Fülle von allmählich angesammeltem Material, sondern sie sind für gewisse Zwecke der Botanik geradezu nothwendig und unentbehrlich; nur das ist eine irrige Meinung, dass diese Kunstausdrücke das Wesen der Morphologie ausmachten und diese Meinung ist von Schleiden zuerst erfolgreich niedergekämpft. In seinen, in wiederholt neuen Auflagen erschienenen Grundzügen der wissenschaftlichen Botanik, welche den Separattitel »Die Botanik als inductive Wissenschaft« führten, eröffnete er eine neue Lehrmethode im Sinne wahrer Naturforschung, und nützte dadurch der Entwicklung der Morphologie mehr als durch seine, nicht selten in den wichtigsten Stücken irrigen eigenen Untersuchungen. Schon das erscheint als ein principieller Vortheil, dass er nach einigen kurzen sehr allgemein gehaltenen morphologischen Lehren den ganzen übrigen Theil der Morphologie nach den grossen Klassen des Pflanzenreichs specialisirt und dadurch zugleich die richtige Verbindung von natürlicher Systematik und Morphologie herstellt; die Morphologie der Phanero-

gamen erscheint bei ihm in einer ähnlichen Weise, wie es hier der Fall sein soll und entwickelt sich, ohne den Auseinandersetzungen über die Kryptogamen Nachtheil zuzufügen, ja im Gegentheil auf dieselben gestützt; denn überall befolgte er den Weg der Entwicklungsgeschichte als leitenden Faden seiner Methode.

Während sich hier die augenblicklich allgemein anerkannte Methode Bahn brach, traten andere Strömungen daneben auf, welche die von der Botanik eingeschlagene Richtung nicht unerheblich beeinflussten. Die Anordnung der Blattorgane war von SCHIMPER und BRAUN zum Gegenstande umfassender Untersuchungen gemacht, und bei dem letzteren, der Morphologie mit Liebe ergebenen Autor bildete sich wiederum eine eigene Anschauungsweise aus, welche kurz als die der »Spiraltheorie« bezeichnet werden kann, obgleich dieser Name den Inhalt nicht erschöpft. Wir werden später den richtigen Kern derselben ausführlich zu behandeln haben und werden dann auch leichter das Fehlerhafte in der Methode erkennen können, welches darin gipfelt, dass man nach einem mit Geschick abgeleiteten Princip ein morphologisches System aufstellt, in welches die meisten an den Pflanzen zu beobachtenden äusseren Gliederungsverhältnisse hineingezwängt werden können; es liegt also eine Unnatürlichkeit darin. Der Beifall aber, den die von Mathematikern noch weiter durchgeführte Spiraltheorie fand, hatte wenigstens das Gute, dass um so leichter ein Buch unschädlich bleiben konnte, welches auf der Metamorphosenlehre aufgebaut die ganze Morphologie hätte in Verwirrung bringen können. C. H. SCHULTZ-SCHULTZENSTEIN liess 1847 ein »Neues System der Morphologie der Pflanzen nach den organischen Bildungsgesetzen« erscheinen, dessen Hauptprincip vier Jahre später in einer besonderen Schrift: »Die Verjüngung im Pflanzenreich«, nochmals besprochen wurde; er will die einzelne Pflanze als aus vielen, Anaphyta genannten Stücken zusammengesetzt erscheinen lassen und charakterisirt als ein einzelnes Anaphyton an der Pflanze das, was zu keimen und individuell fortzuleben fähig ist, was also, wie er sich ausdrückt, seinen Keim und sein organisches Bildungsprincip in sich hat. Darnach muss dann die Frage, was wir an der Pflanze als ein Organ bezeichnen und was wir »einfach« nennen wollen, ganz anders beantwortet werden, als wie wir es thun werden, und so erscheinen in dieser Lehre Blätter wie Wurzeln und Stengel alle als vielfach zusammengesetzte Pflanzenstöcke oder »Synanaphyta«; unter demselben Lichte werden alle Theile dieser sogen. Pflanzenstöcke weiter zergliedert und dabei eine Ausdrucksweise angewendet, welche so fremd war wie die ganze Idee. Das BRAUN'sche morphologische System, welches 1851 im Zusammenhange dargestellt war [Betrachtungen über die Erscheinung der Verjüngung in der Natur], hatte durch die fast gleichnamige vorher genannte Schrift unterdrückt werden sollen, bewirkte aber das Gegentheil. Auch schon früher erschienene Untersuchungen von GAUDICHAUD [Recherches générales sur l'organographie, la physiologie et l'organogénie des végétaux; Paris 1841, Extrait des Mémoires de l'Académie] übten in ihrer, nicht einmal vollendet dargelegten Methode keinen bleibenden Einfluss und dienten nur durch die angestellten Beobachtungen selbst zur Förderung der »Inductiven Botanik« (vergl. SACHS, Geschichte der Botanik, pag. 184).

Die Entwicklungsgeschichte wurde zum Gegenstande oder zur Grundlage der wichtigeren Untersuchungen, und schon 1857 erschienen die entwicklungsgeschichtlichen Blüthenstudien von PAYER durch das ganze Phanerogamenreich hindurch in noch unübertroffener Vollständigkeit [Traité d'organogénie comparée de la fleur], während NÄGELI und dann besonders HOFMEISTER dieselben Arbeiten

an den Vegetationsorganen und den jugendlichen Embryonen im reifenden Samen lieferten. So war der von SCHLEIDEN verfochtene Umschwung in der Morphologie wie in den übrigen Theilen der Botanik vollzogen und in der letzten speciellen Bearbeitung der »Allgemeinen Morphologie der Gewächse« durch HOFMEISTER [Handbuch der physiologischen Botanik, Bd. I., Abth. 2], ebenso wie in dem »Lehrbuch der Botanik« von SACHS [4. Aufl. 1874] tritt nicht nur der inzwischen gewonnene innige Zusammenhang zwischen Physiologie und Morphologie hervor, sondern auch in Folge davon das Bestreben, mechanische Principien auch in der Gestalt als maassgebend hinzustellen. Die Principien der fundamentalen morphologischen Eintheilung mussten sich dadurch ändern, zumal als viele Beobachter es unternahmen, alle Begriffe, welche die frühere Morphologie gebildet hatte, entwicklungsgeschichtlich zu beurtheilen, und demnach für sie entweder neue Charaktere zu entwerfen oder sie gar zu verwerfen und neue dafür an ihre Stelle zu setzen. Eine reiche Quelle solcher Studien enthalten zahlreiche Arbeiten von WARMING und besonders dessen »Recherches sur la ramification des Phanérogames principalement au point de vue de la partition du point végétatif; Copenh. 1872 [Soc. roy. d. Sc. de Copenhague, sér. V. vol. X.]. Ueberaus reich ist die Literatur neuester Zeit an specielleren Untersuchungen mit ähnlicher Tendenz, und die für unsere Zwecke passenden werden später Erwähnung finden. Auch ist hervorzuheben, dass noch in allerletzter Zeit durch SACHS und GOEBEL wiederum ein neuer Gesichtspunkt für den Aufbau der Pflanzen gewonnen ist, der nachher erläutert werden wird. — Die Mechanik in der Gestaltbildung, diese höchst fruchtbare Verbindung von physiologischen und morphologischen Untersuchungen, hat hierbei als Motiv gedient, wie sie auch vorzüglich in SCHWENDENER einen Vertreter gefunden hat, zunächst in einer einer einzelnen Phanerogamen-Klasse gewidmeten Abhandlung [Das mechanische Princip in der anatomischen Structur der Monocotylen. Leipzig 1874]. Derselbe Autor entzog alsdann der noch immer mächtigen Spiraltheorie den sicheren Boden, indem er sie nicht nur vom entwicklungsgeschichtlichen, sondern von ihrem eigenen, geometrisch gewonnenen Standpunkte aus angriff [Mechanische Theorie der Blattstellungen. Leipzig 1878], und man darf wol annehmen, dass die Grundidee der Spiraltheorie nunmehr fortgeschafft und durch mechanische Faktoren als ersetzt anerkannt worden ist, wenngleich sich ihre Darstellungsweise forterhält da, wo sie wirklich bequeme Ausdrücke liefert. Wie viel sie übrigens hat leisten können, geht am besten aus der durch sie in subtiler Weise vervollkommneten Deutung der Blüthenorgane hervor, und hierdurch wurde der classificirenden Systematik ein mächtiger Vorschub gewonnen. Die Vollendung in der Beschreibung des Blüthenbaues ist ihr zu verdanken, und das neueste Werk darüber von EICHLER [Blüthendiagramme, Leipzig 1875—1878] zeigt, welcher grosse Fortschritt durch ihre mühsamen Studien, formellen Ausdrucksweisen und Deutungen zusammen mit den Resultaten der Entwicklungsgeschichte auf demselben Gebiete erlangt worden ist. — Die entwicklungsgeschichtlichen Studien an den Vegetationsorganen haben inzwischen eine solche Ausdehnung gewonnen, dass auch sie zu voluminösen Compendien haben verarbeitet werden müssen, von denen das neueste von DE BARY, die »Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne« mustergültig ist [Handbuch der physiologischen Botanik, herausgegeben von HOFMEISTER, Bd. III. Leipzig 1877]. — Wenn wir daher sehen, dass die Morphologie im regen Fluss, in ihrer eigenen kräftigen Weiterentwicklung begriffen ist, so können wir nicht mehr der alten

Ansicht huldigen, dass es in Bezug auf die Benennung der morphologischen Begriffe stets beim Alten bleiben müsse. So gut dies in einer Hinsicht wäre, weil dann nicht allein die frühere Literatur auch für uns noch lesbar und im richtigen Sinne verständlich bliebe, sondern weil um so leichter eine wahrhaft internationale Ausdrucksweise geschaffen werden könnte, so traurig würde es für den Fortschritt der Wissenschaft sein, wenn diese sich immer in der alten Form erhalten sollte. Man darf nie vergessen, dass die Benennungen, welche die Naturforschung ausführt, eben nur die dem augenblicklichen Zustande der Kenntniss entsprechende Form ist, in welcher ihre Begriffe wie gegossen erscheinen. Der rege Fortschritt macht ein Umgiessen in neue Formen nöthig, um immer mehr solche zu erhalten, welche im Wirken der Natur selbst begründet liegen. Deswegen habe ich mich nicht gescheut, neue Benennungen für neu gefasste Begriffe anzuwenden, wo es die Entwicklung der heutigen Wissenschaft zu fordern scheint; auch habe ich versucht, eine Terminologie anzuwenden, welche der erstrebten und jedenfalls wünschenswerthen Internationalität leichter entsprechen kann und deswegen nicht selten germanisirte Bezeichnungen der lateinisch-botanischen Terminologie gewählt; dagegen habe ich es vermieden, auf neue Benennungen einzugehen, wenn der Name eben nur des Namens willen umgeändert war, und ich halte solche Versuche in der Morphologie wie in der Systematik für gleich unfruchtbar.

In dieser kurzen historischen Uebersicht sind aus der neueren Literatur nur die für uns wichtigeren Werke in der Absicht genannt, die späteren Citate abzukürzen; auf die vorstehend genannten Schriften wird entweder mit starker Abkürzung oder nur mit l. c. verwiesen werden.

I. Abschnitt.

Die allgemeine Gliederung der Phanerogamen.

Die vergleichende Morphologie hat die Aufgabe, unter Berücksichtigung der Gestaltungsverhältnisse aller in ihren Bereich fallender Wesen Begriffe zu bilden, mit welchen die Wissenschaft frei operiren kann, um die Gestalt der betreffenden Wesen sowol ihrer Natur gemäss ausdrücken, als auch uns dieselbe in ihren charakteristischen Eigenthümlichkeiten erklären zu können. Wir verlangen dabei von den gebildeten Begriffen ein möglichst geringes Abweichen von der Natur; wo ein solches Abweichen bemerkt wird, muss es in einem Mangel unseres Wissens oder in einem Mangel der Darstellung begründet sein und hat später einen der Grösse der Abweichung entsprechenden Fortschritt der Wissenschaft zur Folge. Fragen wir jetzt nach den Gestalt-bestimmenden Componenten der Phanerogamen, so ist eine scharfe Beantwortung dieser Frage gerade beim Eintritt in die wissenschaftliche Morphologie am nothwendigsten, weil hier ein Abweichen von der Natur die am meisten gefährlichen Folgen hat. Wir müssen von diesen in erster Linie die Gestalt bestimmenden Componenten, die wir einstweilen noch nicht kennen und nennen, verlangen, dass sie bei allen Phanerogamen zu finden sind, und dass in ihrer wechselvollen Ausbildung der Grund der verschiedenen Gestalt verschiedener Phanerogamen versteckt liegt.

Man könnte einwenden, diese Forderung sei unberechtigt, weil an der Gestaltung des Phanerogamen-Reiches so viele verschiedene Componenten Theil nehmen, dass an eine einheitliche Begriffsbildung nicht gedacht werden könnte. Allein durch die natürliche Systematik bekommt diese Forderung ihre Berechtigung, denn diese vereinigt nur solche Gewächse zu grossen Gruppen, welche in den sich in ihrer Gestalt äussernden Merkmalen eine solche Ueberein-

stimmung zeigen, dass diese Uebereinstimmung nur dem Wirken gleicher Gestaltungsgesetze oder dem Zusammentreffen gewisser gleicher Componenten zugeschrieben werden kann. Findet man diese Componenten auf, so erhält man damit zugleich die durch sie begründeten Charaktere der grossen Gruppe, und dies ist sehr angethan, den engsten Zusammenhang zwischen natürlicher Systematik und Morphologie darzulegen, durch welchen sich die ordnende und Begriffe bildende Botanik wie um sich selbst im Kreise herumdreht.

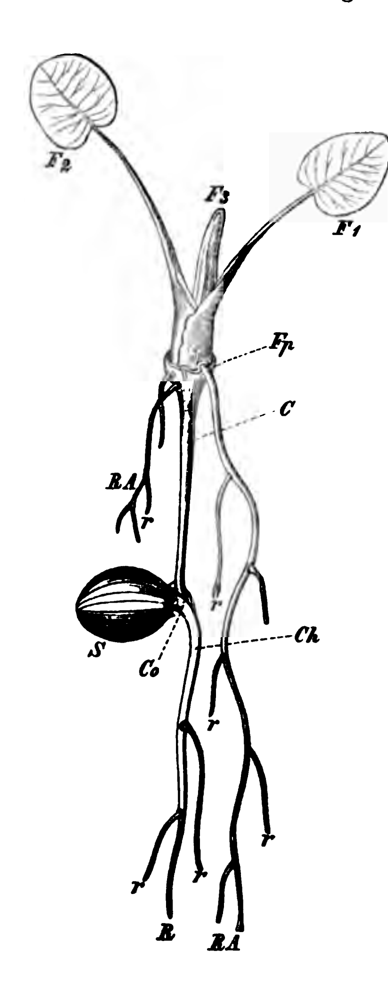
Die morphologischen Grundbegriffe. Betrachten wir die ganze Phanerogamenwelt vergleichend, so sind wir mit der geringsten Kenntniss der gewöhnlichsten, sich täglich unserem Auge darbietenden Pflanzen und der leichtesten, aus unserem eigenen Volksmunde stammenden Begriffsbenennung im Stande, die Charakter-liefernden Componenten heraus zu finden; und gerade der Umstand, dass ein unbefangenes und noch nicht durch frühere Lehren der Wissenschaft beeinflusstes, sondern nur gute Kritik ausübendes Auge diese Operationen ausfinden oder nachbilden kann, ist ein Beweis für die Natürlichkeit dieses Verfahrens und liefert die für die wichtigste Eintheilung und die nothwendigsten Begriffe in der Botanik sichere Grundlage gleichzeitig.

Grüne Blätter können nicht zu den Componenten gehören, denn einige Phanerogamen zeigen nur bleiche Schuppen; die Bildung holziger Stämme kann keine der nothwendigen Gestaltungseigenschaften der Phanerogamen sein, da wir viele während der ganzen Lebensentwicklung niemals über den krautartigen Zustand hinausgehen sehen; dies bringt uns darauf, die Begriffe-liefernden Faktoren überhaupt nicht in den mächtig entwickelten Pflanzenkörpern zu suchen, sondern auf deren frühere Stadien zurück zu gehen. Nicht sprungweise geht der starke Baum aus seinem schwachen, krautartigen Anfange hervor, sondern sehr allmählich und ohne Veränderungen seines Wesens; nur dass die jugendliche Pflanze nicht blüht und Früchte trägt, das ist der einzige wirklich wesentliche Unterschied und macht in der Lebensentwicklung des Baumes einen unzweideutigen Abschnitt, während sich alle übrigen Veränderungen an dem schon an der kleinen Pflanze Vorhandenen stetig vorschreitend verfolgen lassen. Wir werden daher dazu veranlasst, die Gestalt-bestimmenden Componenten in den jugendlichen Phanerogamen zu suchen, welche in überraschender Weise einander ähnlich sind.

Gingen wir noch weiter zurück auf das der jugendlichen, sich entwickelnden Pflanze vorhergehende Stadium, nämlich auf den Samenzustand, in dem bekanntlich die Phanerogamen-Keimlinge einen Ruhezustand durchmachen, so würde uns damit zunächst nichts genützt sein. Das allerdings ist ein übereinstimmender Befund, dass alle Phanerogamen diesen Samenzustand durchmachen, da aber der innere Bau und die äussere Form der Samen sehr verschieden ist, so können wir erst später von einer sichereren Basis aus über dieselben ein zusammenhängendes Urtheil abgeben, nicht aber jetzt aus der Form der Samen die Elementarbegriffe für die Phanerogamen ableiten.

Da die jungen, eben erst dem Samen entschlüpften Pflänzchen, mit wenigen innerhalb des ganzen Phanerogamenreiches sich findenden und später genauer zu betrachtenden Ausnahmen, insofern eine Uebereinstimmung zeigen, als sie offenbar auf gleiche Weise gegliedert sind, weil sie aus denselben Stücken bestehen, sobald man auf deren specielle Form, Zahl und Befestigungsweise einstweilen nicht achtet, so können wir ein einzelnes derselben zum Gegenstande weiterer Betrachtungen für die Gesammtheit machen. Betrachten wir zu dem Zweck die in Fig. 1 abgebildete junge Pflanze der *Nymphaea*, ohne jedoch dem Samen, aus dem sie entstammt, jetzt schon unsere Aufmerksamkeit zu schenken. Wir finden die Pflanze »gegliedert«, d. h. aus verschiedenen Formelementen

zusammengesetzt; beobachten wir ihr Wachsthum, so finden wir sie sowol nach unten als nach oben an Länge und Masse zunehmend, und wenden nun, unserem Sprachgebrauch folgend, sogleich für den abwärts wachsenden Theil den Namen Wurzel an, für den aufwärts wachsenden Theil Stengel. Diese Unterscheidung ist aber nicht auf morphologische, sondern auf physiologische Principien gestützt und genügt uns deshalb nicht; es würde Aufgabe der Experimentalphysiologie sein, zu entscheiden, welche Gründe die beiderseits fortwachsenden Spitzen zu entgegengesetzten Wachsthumsrichtungen veranlassen und ob dieselben constant sind. Da die Achse der Pflanze aus der continuirlichen Linie F_3 — C — Ch — R gebildet ist und in ihr irgendwo die Grenze enthalten sein muss, von wo ein Theil aufwärts und der andere Theil abwärts wächst, so erscheint uns in der Homogenität dieser Achse zunächst nur ein Grund dafür zu liegen, dieselbe als eine Einheit aufzufassen, wenn nicht der aufwärts und abwärts wachsende Theil positive Gestaltungsverschiedenheiten zeigen. Man könnte nun leicht zur Untersuchung der Anatomie beider übergehen, um dadurch solche Unterschiede zu erlangen; wir wollen aber der hier einzuhaltenden Methode wegen zunächst die Gliederung beider in's Auge fassen und von der vergleichenden Anatomie nur die Resultate, unter Verweisung auf das betreffende Kapitel einer anderen Abhandlung, geben.



(B. 135.) Fig. 1.

Nymphaea trisepala. Keimpflanze in kräftiger Entwicklung, vergrössert. S Samen, aus welchem der Keim rechts hervorgebrochen ist, R Hauptwurzel mit Auszweigungen; RA Adventivwurzeln verschiedenen Alters, zum Theil mit reichen Auszweigungen; r Verzweigungen der Wurzeln; Co Cotyledonen, mit ihrer Spitze im Samen steckend, zwischen sich die Hauptachse C durchlassend; Ch Hauptachse unterhalb der Cotyledonen (hypocotyles Stengelglied); Fp verkümmertes Primordialblatt; F_1 erstes, F_2 zweites entwickeltes Laubblatt; F_3 oberstes, noch zusammengerolltes und die Stengelspitze verhüllendes Laubblatt. (Nach GAUDICHAUD, l. c.)

Wurzel und Stengel tragen Sprossungen oder Auszweigungen, wie wir das ihnen Entsprossene zunächst gemeinsam nennen können, aber die Sprossungen beider sind verschieden. Die Wurzel trägt nur einige kleinere, ihrer eigenen Spitze sehr ähnliche Sprossungen (r), welche abwärts wachsen, wie sie selbst; der Stengel aber zweigt sich viel reicher aus. Auch aus seinem oberen Theile gehen Sprossungen (RA) hervor, welche sich äusserlich und innerlich nicht von der Wurzel R unterscheiden lassen, welche selbst wieder kleinere Sprossungen (r) tragen und nach abwärts wachsen. Will man nicht morphologische Regeln aufstellen, welche der Natur zuwider laufen, so muss man diese seitlichen Sprossungen (RA) für im Wesen dasselbe wie die erste Wurzel (R) halten, ob-

gleich letztere den Stengel selbst abschliesst und nicht eine seitliche Sprossung desselben vorstellt. Wir sehen daher, dass eine seitliche Sprossung der aufsteigenden Achse die zuerst vorgefundene absteigende Achse in ihrem ganzen Wesen nachahmen kann; der einzige Unterschied, der sich zwischen beiden nachweisen lässt, wenn wir nicht auf den Ort der Entstehung sehen, ist ein zeitlicher: die seitliche Sprossung, welche wir als eine Nebenachse bezeichnen wollen, ist nach der Hauptachse entwickelt. Ausser diesen seitlichen Wurzeln besitzt der Stengel an Ausgliederungen noch zwei kurzgestielte, im Samen verborgene Anhängsel (Co), eine rundlich berandete Schuppe (Fp), und breitere grüne, sofort als Blätter in der Vulgärsprache erkennbare Sprossungen (F_1 und F_2), denen sich bald noch ein drittes (F_3), jetzt noch in sich geschlossenes und die Spitze des Stengels (C) verhüllendes hinzugesellen wird. — Die Wissenschaft lehrt in ihren Fundamentalerscheinungen nur selten etwas absolut Neues; gewöhnlich knüpft sie an schon aus den einfachsten Betrachtungen des Naturmenschen Abstrahirtes und durch tägliche Anschauung uns vertraut Gewordenes und wie selbstverständlich Erscheinendes an, und bildet sich erst dadurch zur Wissenschaft aus, dass sie die mit unbefangenem Auge betrachteten Gegenstände in ein neues Licht setzt und mit einander in eine früher nicht geahnte Verbindung bringt. So operirt nun zumal die Morphologie als ein rein an das von der Natur Gegebene anknüpfender und von Haus aus jeder theoretischen Grundlage entbehrender Zweig der Wissenschaft; wir entnehmen daher dem Volksmunde die Bezeichnung »Blätter« für die eben von uns angegebenen Sprossungen F_1 — F_3 und wollen sehen, ob sie etwas Eigenartiges darstellen. Sie stehen in Abhängigkeit von dem Stengel, weil dieser sie erzeugt und ihre selbständige Existenz unmöglich ist; andererseits aber geben sie dem Stengel erst seinen wahren Charakter, weil er ohne Existenz seitlicher, »Blätter« genannter Auszweigungen ebenfalls nicht vorkommt, wovon man sich leicht bei einer grossen Zahl verschiedener Keimpflanzen überzeugen kann. Sie unterscheiden sich aber von der Wurzel (RA), welche auch als seitliche Auszweigung des Stengels erscheint, dadurch, dass sie ein begrenztes Wachsthum haben und nicht wie erstere selbständig neue Ausgliederungen aus sich hervorspriessen lassen. Dadurch erscheinen also die Blätter als etwas Eigenartiges. Wir haben aber vorhin verlangt, dass diese Fundamental-Componenten der Phanerogamengestaltung das ganze Phanerogamenreich umfassen sollten; wenn wir nun nicht ganz wenige Pflanzen dieser Abtheilung ohne »Blätter« in der Vulgärsprache finden, sondern an deren Stelle mit kleinen, oft noch blattartigen, oft aber auch nur schuppenförmigen und zuweilen kaum unter dem Mikroskop erkennbaren rudimentären Anhängseln besetzt sehen, die aber darin mit den früheren Blättern übereinstimmen, dass sie sich über einander am Stengel abgliedern und ein begrenztes Wachsthum haben, ohne weitere Auszweigungen aus sich hervorgehen zu lassen, so werden wir dadurch zu der Ansicht gelangen, dass die Vulgärsprache den Begriff »Blatt« enger fasst, als die Morphologie es mit dem die seitlichen, nicht weiter sich ausgliedernden Anhängsel bezeichnenden Ausdruck thun darf; denn jene Schuppen sind im Wesen dasselbe. Um nun mit dem uns vertraut gewordenen Begriffe »Blatt« nicht zu brechen, bedienen wir uns des Hülfsausdrucks »metamorphosirt«, und belegen damit solche Ausgliederungen, welche im Sinne der Morphologie, aber nicht in der unbefangenen Betrachtungsweise zu dem zuerst abgeleiteten Begriffe hinzugehören. — Nunmehr wird es uns, wenn wir auf unsere Figur 1 zurückblicken, leicht werden, die bisher noch nicht gedeuteten seitlichen Ausgliederungen des Stengels

über der Wurzel (Co) und unter den »normalen« Blättern (Fp) uns zu erklären: auch sie werden in den morphologischen Begriff des Blattes hineinfallen, müssen »metamorphosirte« Blätter sein, welche eben wegen ihrer eigenthümlichen Gestalt auch sofort eine eigenartige Bezeichnung erhalten haben, indem man das unterste Blattpaar die »Cotyledonen«, das dann folgende rudimentäre Blatt »Primordialblatt« nennt. Unsere Keimpflanze setzt sich also aus drei Systemen zusammen, einem in Stengel und Wurzel zerfallenden Achsentheil, verschiedenen Wurzelauszweigungen und verschiedenen, normalen und metamorphosirten Blättern. Die Componenten der Gestalt sind also Stengel, Wurzel und Blatt; diese setzen die Achse und deren Sprossungen zusammen.

Ich behalte die letztere von HOFMEISTER (l. c. pag. 409.) angewendete Bezeichnung »Sprossungen« für die von mir vorhin als Componenten der Gestalt bezeichneten Begriffe bei; die ältere Botanik nannte sie Organe, die drei speciell die Grundorgane. Es ist dagegen einzuwenden, dass nach allgemeinem Uebereinkommen der Begriff eines Organes physiologisch gefasst werden soll, wie in der zoologischen Terminologie. Die Physiologie kann das Blatt als wichtigstes Athmungsorgan bezeichnen, die Wurzel als Aufsaugungsorgan u. s. w.; sie wird dann bei blattartigen Stengeln mit rudimentären Blättern den Stengel als Athmungsorgan nennen, ohne mit der Morphologie zu collidiren. Stengel, Wurzel und Blatt als die Vegetationsorgane zu bezeichnen, ist vom physiologischen Standpunkte und als Gegensatz zu den der Fortpflanzung dienenden Sexualorganen vollständig richtig, und da Stengel, Wurzel und Blatt dieselben bleiben, ob man sie vom physiologischen oder morphologischen Gesichtspunkte aus betrachtet, so kann auch hier der schon lange eingebürgerte Name »Vegetationsorgane« für alle drei zusammengenommenen, in Anwendung bleiben; nur muss man sich über seine Bedeutung klar sein.

Charakter der drei Sprossungsklassen. Wir wollen aber die drei abstrahirten Begriffe nicht selbständig neben einander bestehen lassen, da sie nicht ganz gleichwerthig sind; schon vorhin haben wir als Charakter des Blattes den Stillstand in seiner Entwicklung nach völlig erreichter Grösse kennen gelernt, während der Stengel schon mit der Anlage jedes neuen Blattes ein Stückchen weiter wächst, sich — wie wir alsbald noch genauer betrachten werden — reich verzweigen kann, und diese Sprossungsfähigkeit mit der Wurzel theilt, bei der sie sogar schon im jungen Zustande sich zu zeigen pflegt. Nun ist aber nochmals darauf aufmerksam zu machen, dass an den jugendlichen Pflänzchen der primäre Stengel (d. h. der noch nicht verzweigte Stengel) unterhalb seiner ersten Blätter, der Cotyledonen, ganz allmählich in die Wurzel übergeht; das unter den Cotyledonen gelegene Stengelende wird gewöhnlich darnach als »hypocotyl« bezeichnet, und die äussere Betrachtung kann keine Grenze zwischen ihm und dem oberen Wurzeltheil finden. Die Anatomie zeigt die Grenze als die Stelle an, wo der typische Wurzelbau in den Stengelbau übergeht; aber wenn auch der innere Bau der verschiedenen Function entsprechend verschieden ist, so muss darum doch der primäre Stengel und die primäre Wurzel als eine aus zwei Stücken zusammengesetzte Einheit betrachtet werden; man bezeichnet beide zusammen als Hauptachse, und es ist eine Eigenschaft derselben, dass sie selbständige, Nebenachsen genannte Sprossungen bilden kann; ihre Nebenachsen gleichen im äusseren und inneren Bau der Hauptachse principiell, unterscheiden sich von ihr nur durch ihre Entwicklungszeit, die davon abhängende Grösse und durch Merkmale geringerer Wichtigkeit. Es könnte nach dieser äusserlichen Betrachtung so scheinen, als wenn die eben geschilderte Hauptachse sich gleichmässig aus Stengel und Wurzel zusammensetzte, weder der Stengel der Wurzel, noch die Wurzel dem Stengel ihre Gegenwart verdankte. Allein die Entwicklungsgeschichte des Samens, aus dem der Keimling entstand

lehrt es uns anders; der Stengel allein ist das primäre und ursprüngliche, und in ihm ist die Hauptwurzel entstanden mit einem Vegetationspunkt, welcher dem seinigen in der Wachsthumsrichtung direkt entgegengesetzt ist; die erste Anlage der Hauptachse betrifft nur den Blätter-erzeugenden Theil derselben, und dieser producirt aus sich selbst heraus die scheinbar continuirlich ihn nach hinten abschliessende Wurzel. Diese Ungleichwerthigkeit verbietet, Stengel und Wurzel als einen morphologisch gleichwerthigen Begriff zu bezeichnen; ein solcher Begriff muss aber sogleich dafür geschaffen werden, damit wir nicht an dem eine specielle Ausbildung der aufwärts wachsenden Hauptachse bezeichnenden Ausdruck »Stengel« haften bleiben. Denn blicken wir in der Fülle der Phanerogamenwelt um uns, so finden wir eine sehr verschiedene Ausbildung des primären Stengels von der Hauptachse gestauchter Rosetten an bis zu mächtigen Holzstämmen; und da die Nebenachsen ebenso gebaut sind und die Hauptachse in ihren Eigenschaften wiederholen, so müssen sie — abgesehen von ihrer Altersfolge — mit demselben Gemeinbegriff bezeichnet werden, und man hat in der heutigen Botanik dafür den Namen Caulom eingeführt. Der Ableitung dieses Wortes von καυλός würde für den Allgemeinbegriff der Wurzeln mit ihren Verzweigungen die Ableitung des Wortes Rhizom von ῥίζα durchaus entsprechen; leider hat die botanische Terminologie schon seit langer Zeit von dem Worte ῥίζωμα Gebrauch gemacht, um etwas durchaus anderes, eine besondere Stengelausbildung, nicht unzweckmässig damit zu bezeichnen, und es scheint gewagt, hier eine Aenderung in der Anwendung eines sehr bekannten Begriffes vorzunehmen. Man hat die Wurzeln, deren Ausbildung im Phanerogamenreich eine viel gleichmässigere ist als die der Caulome, deshalb einfach als Wurzeln bezeichnet, und dies wird auch meistens für uns genügen; aber um den Gegensatz zu den übrigen Sprossungen auszudrücken, will ich mir mit dem von dem Adjectiv ῥιζικός abgeleiteten Worte Rhizicom aushelfen. Wir würden dann die Hauptachse zerlegt haben in einen Caulomtheil und einen von ihm in Bildungszeit und Stellung abhängigem Rhizicomtheil; der erstere charakterisirt sich dadurch, dass er Blätter aus sich herausgliedert, der letztere durch deren stete Abwesenheit; die Caulome erscheinen daher als die morphologischen Begriffe erster Ordnung, weil die übrigen sich in Zeit und Ort ihrer Anlage auf sie zurückbeziehen. — Aber auch für die Blätter wollen wir einen allgemeineren Namen einführen, welcher der Morphologie insofern besser dienen kann, als er nicht sogleich an die mit dem Begriff »Blatt« für gewöhnlich verbundene Vorstellungsweise erinnert. Wir hatten schon verschiedene Klassen von Blättern kennen gelernt, und die durch abweichende Form ausgezeichneten »metamorphosirt« genannt, weil wir den Begriff erweitern mussten; alles, was derselbe nun nach seiner Erweiterung in sich schliesst, nennen wir Phyllome; ein Blatt der gebräuchlichen Auffassung gehört zu den Phyllomen, aber nicht jedes Phyllom passt in die Erscheinungsform eines »Blattes«.

Die Entwicklungsgeschichte lehrt einige wichtige Unterschiede zwischen den Phyllomen und Caulomen, die in zweifelhaften Fällen als Erkennungsmerkmale angewendet werden. Die Phyllome nehmen ihren Ursprung zunächst in den unter der Epidermis liegenden, dem Grundgewebe angehörenden Zellen (vergl. den betreffenden Abschnitt in der vergleichenden Anatomie!) und zwar nach WARMING [l. c.] meist in der 2., 3., seltener 4. Zellreihe, zuweilen auch nur in der 1. Reihe oder gar im Dermatogen [in den Blüthenregionen der Phanerogamen]; die zu den Caulomen zu rechnenden Sprossungen bilden sich meist in der

2. bis 4. Zellreihe und treten sogleich in eine andere Differenzirung. Da die Entwicklung stets an den jugendlichen Spitzen zu suchen ist, wo die Zellen noch nicht die später deutlich verschiedene Ausbildung erlangt haben, und wo HANSTEIN das Meristemgewebe nach Ausschluss des die spätere Epidermis bildenden Dermatogens in einen äusseren Cylindermantel, das Periblem, und einen inneren stumpfen Kegel, das Plerom zerlegt, so können wir die Entwicklung der beiden eben genannten Klassen mit Bezugnahme auf ihre örtliche Entstehung gemeinsam als exogen angelegt bezeichnen, da man überhaupt die sich aus Theilungen des Periblems bildenden Sprossungen so zu nennen pflegt. Nur einige wenige Ausnahmen von Stengelverzweigungen sind bekannt, in denen sich die Zweige so tief im Innern anlegen, dass das Plerom bei den Zelltheilungen in Mitleidenschaft gezogen wird; in dem letzteren Falle bezeichnen wir die Anlagen als endogen, und diese Bildung findet statt bei den Wurzeln (den Rhizicomen), welche dadurch in einen scharfen Gegensatz zu den aus der Hauptachse austretenden Zweigen und Blättern gestellt werden. Schon die Bildung der ersten Hauptwurzel an der primären Hauptachse eines Keimlings ist als eine tief endogene zu bezeichnen. — So verschieden Caulome und Phyllome in ihrer weiteren Ausbildung meistens auszuwachsen pflegen und so leicht demnach ihre sichere Unterscheidung zu sein scheint, so schwierig ist es der entwicklungsgeschichtlichen Morphologie, auch in den Anlagen ganz durchgreifende Unterschiede aufzuspüren. Dies hat WARMING [l. c.] Veranlassung gegeben, die Unterscheidung von Phyllomen und Caulomen als minder wichtig, als man bisher annahm, zu betrachten, und er bezeichnet daher beide zusammen als Epiblasteme; allein wenn ich diesem Autor auch von seinem Standpunkte aus vollkommen zustimmen muss, so ist doch für alle weiteren Untersuchungen, die wir vorzunehmen haben, das Getrennthalten von beiden Klassen der Epiblasteme zu wichtig, als dass ich es aus den Augen verlieren könnte. —

Wir dürfen aber diesen kurzen Hinweis auf Anatomie und Entwicklungsgeschichte nicht verlassen, ohne den vorhin angedeuteten Unterschied zwischen Wurzel und Stengel (Rhizicom und Caulom der Hauptachse) noch etwas schärfer zu fassen. Die Stengelspitze entwickelt in regelmässigen Abständen unter sich und von ihrer eigenen Spitze aus ihrem Periblem die Phyllome und in ihren Achseln ihre Caulomverzweigungen; sehen wir zunächst von den in dem Phanerogamenreich vorhandenen Ausnahmen ab, so stehen typisch die Verzweigungen des Stengels (soweit sie eben als Caulome gelten müssen) in den Achseln, d. h. an den unmittelbar über den Einfügungsstellen befindlichen Punkten der Phyllome; jeder Stengelzweig ist achselständig (axillär), und jede Blattachsel ist im Stande, einen Stengelzweig in sich zur Entwicklung kommen zu lassen.

Verhältnissmässig wenige Ausnahmen sind bekannt, wo die Zweige wenigstens scheinbar nicht in den Achseln, sondern neben oder hoch über denselben entspringen; man nennt diese extraaxillär, und der Versuch, diese aussergewöhnliche Stellung mit den aus der Mehrzahl der Fälle abgeleiteten Regeln der Morphologie in Einklang zu bringen, ist oft sehr schwer, zuweilen unmöglich ohne Deutungen, welche mindestens gezwungen erscheinen. Oft stellen sie sich allerdings nur als Folge einer Verschiebung heraus, wie z. B. nach ENGLER bei den Araceen *Acorus, Rhaphidophora* und *Monstera;* ebenso bei der Palme *Calyptrogyne*, wo die Blüthenkolben seitlich neben den Tragblättern erscheinen; aber so einfache Erklärungen lassen sich nicht immer geben. So ist man in gewissen, später genauer zu erörternden Fällen jetzt dazu gelangt, eine ganz andere Verzweigungsart, die dorsiventrale, als normal gültig anzuerkennen, welche von der vordem allein als normal anerkannten axillären Vereinigungsart sich dadurch unterscheidet, dass den Seitenzweigen die Stützblätter in der Anlage und Ausbildung fehlen. —

Durch die Correlation zwischen Blattachsel und Stengelzweig lässt sich die frühere Stellung von abgefallenen Blättern aus den noch gegenwärtigen Zweigen erkennen und umgekehrt lässt sich aus der Blattstellung und Zahl wenigstens die theoretisch mögliche Verzweigung erkennen; obgleich jede Blattachsel einen Zweig tragen kann, finden sich nicht selten reich beblätterte Pflanzen (Palmen!), ohne einen einzigen Zweig entwickelt zu haben; aber nicht allein zeigen solche Pflanzen zur Blüthezeit dann die Entwicklung axillärer Zweige, sondern es lassen sich auch in den schon sehr lange zweiglos gewesenen Blattachseln noch durch physiologische Mittel an den richtigen Stellen Verzweigungen zur Entwicklung bringen. — Die reichsten Verzweigungen findet man an unseren Laubbäumen im Hochsommer als axillär stehende für das nächste Jahr bestimmte Knospen angelegt.

Bei der Entwicklung der Fibrovasalstränge, deren kein selbständiger Theil irgend einer phanerogamen Pflanze entbehrt (wenn nicht etwa die Podostemaceen hier eine Ausnahme machen), bilden sich dieselben im jugendlichen Blatt und Stengel an der Verbindungsstelle gemeinsam; dieselben führen daher im Stengel den Namen »Blattspurstränge«, weil sich aus ihrer Zahl und Stellung ein Rückschluss auf die Blattstellung machen lässt, und hier eine ganz andere, aber noch viel innigere Correlation besteht, als zwischen Blattstellung und Verzweigung. In der jugendlichen Stengelspitze lassen aber die Fibrovasalstränge die organische Achse frei, welche von den Markparenchymzellen eingenommen bleibt, und die Stränge selbst bestehen aus innig verbundenen und oft nach strenger Sonderung gruppirten Phloëm- und Xylem-Elementen. In der Regel ist die fortwachsende Stengelspitze durch eine Zone von noch nicht völlig ausgewachsenen, aber in der Wachsthumsgeschwindigkeit ihr selbst vorausgeeilten Phyllomen umhüllt und geschützt.

Der Wurzel fehlen die Phyllome; wo sie Sprossungen bildet, sind dies — wir betrachten zunächst nur das regelmässige Verhalten — Wurzelzweige, welche als Rhizicome wiederum endogen entstehen; da diese überall angelegt werden können und die Wurzelverzweigungen nicht an die Gegenwart der Phyllome mit ihren Achseln gebunden sind, so fehlt der Wurzel meistens jene Regelmässigkeit und strenge Anordnung ihrer Sprossungen, welche wir beim Stengel fanden. Aus dem Mangel der Phyllome leiten sich auch die weiteren inneren Structurverschiedenheiten ab, wie denn überhaupt eine innere und eine äussere morphologische Untersuchung stets zu denselben Resultaten führen, sobald nicht eine der beiden einen falschen Weg einschlägt.

In der Gemeinsamkeit der Resultate liegt der Ausgleich begründet zwischen den zwei morphologisch-systematischen Methoden in der Botanik, welche sich in ihrer neueren Entwicklung herausgebildet hatten. Während die entwicklungsgeschichtliche Botanik nur das als richtig anerkennen wollte, was sie aus den Zelltheilungen erkannt und in deren Wachsthumsweise begründet hatte, ignorirte die comparative Botanik leider allzu lange deren Resultate und fuhr fort, durch stetige Vergleichung der äusseren Gliederung ihren Weg zu bahnen. Nachdem die hohe Bedeutung der entwicklungsgeschichtlichen Methode endlich in den maassgebenden Kreisen anerkannt war und die Herrschaft erlangt hatte, beschuldigten nun ihre Anhänger die andere, bald in Verfall gerathende Methode der Unwissenschaftlichkeit. Da sich aber beide ergänzen und controliren, so kann nur aus dem gemeinschaftlichen Vorgehen auf beide Weisen ein sicherer Fortschritt auf dem besagten Gebiet erzielt werden, und ich selbst kann mir keine sicher begründete morphologische Doctrin und keine natürlich abgegrenzte und mit wirklich brauchbaren Charakteren begrenzte Pflanzengruppe denken, ohne dass dabei die Vergleichung des Aehnlichen und die die Entwicklung verfolgende biologische Methode in der erfreulichsten Weise zusammengewirkt hätten.

Es bedürfen aber trotz des Blattmangels die Wurzelspitzen beim Fortwachsen nach abwärts einer Schutzentwicklung ebenso wie die Stengelspitzen, und so erfüllt

die aus den am Wurzelscheitel liegenden Dermatogenzellen entstehende und rings um die Spitze abgegliederte Calyptra oder Wurzelhaube vollständig diese physiologische Forderung und liefert zugleich ein treffliches Erkennungsmerkmal für die Wurzelspitze. Im Innern entstehen aus dem Pleromkörper die Fibrovasalstränge selbständig, und nachdem zuerst auf einem Ringe mit einander abwechselnd Phloëm- und Xylemelemente neben einander gelagert sind, wachsen letztere centripetal in das zuerst freigelassene Achsengewebe der jungen Wurzel hinein und bringen dasselbe zum völligen oder partiellen Verschwinden, so dass in den Wurzeln harte Fibrovasalelemente an Stelle der weichen Markzellen im Stengel allein oder zum grössten Theile zu finden sind.

Auch diese Verschiedenheit ist eine physiologische Nothwendigkeit. Die Wurzel kann ihre Functionen nur dadurch genügend erfüllen, dass sie in ihren jugendlichen und weichen Theilen (von jungen Wurzeln ist hier überhaupt nur die Rede) biegsam und krümmungsfähig bleibt, wogegen dem Stengel in der Regel die Rolle des Stützens zufällt. Daher ist für den letzteren das Princip der starkwandigen Säule im Bau maassgebend, für die Wurzel das Princip eines schmiegsamen, aus centralen Drähten und peripherischen Fasern oder Gummimassen zusammengesetzten Kabels. Diese mechanische Nothwendigkeit in der inneren Structur ist, wie mir scheint, zuerst von SACHS hervorgehoben worden, und neuerdings von SCHWENDENER (Mech. Princ. d. Monoc.) an einem Theile phanerogamer Organe trefflich ausgeführt. — Es kann aber nicht genug dieser Zusammenhang zwischen Gestalt und Function der einzelnen Pflanzentheile hervorgehoben werden, weil nur so die Lehren der Morphologie nicht als unerklärliche Thatsachen sondern als mit den Zwecken der Pflanze innig vereinbart und dadurch wissenschaftlich begründet erscheinen.

Mit diesen wenigen Worten über den innern Bau und die Entwicklung der Caulome und Phyllome will ich nur auf die hier aus der »Vergleichenden Anatomie« zu ergänzenden Kapitel hinweisen, ohne deren Reichhaltigkeit auch nur angedeutet zu haben. Dem Rahmen dieser Abhandlung entsprechend müssen wir uns zu unserer eigenen Betrachtungsweise weiter wenden, nachdem dieselbe sich in Bezug auf die Charakterisirung der Achse und ihrer Sprossungen durchaus nicht so ergiebig gezeigt hat als die Entwicklungsgeschichte.

Die Trichome. Jedenfalls haben wir eine gute Uebereinstimmung in den Endresultaten gefunden, zumal in der Zusammengehörigkeit von Caulomen und Phyllomen bei ihrem Hervorsprossen aus derselben Achse, und dem Gegensatz, den die Wurzeln dabei zeigen. Wenn man nun die angegebene entwicklungsgeschichtliche Unterscheidung derselben als eine Forderung ansieht, auf diesem Wege überhaupt die wichtigsten morphologischen Eintheilungen zu bilden, so gelangt man consequenter Weise noch zu einem dritten Begriff, zu dem der Trichome; während nämlich die bisher betrachteten Sprossungen sich aus dem Plerom und Periblem[1]) HANSTEIN's bildeten, leiten sich die Trichome aus dem die Epidermis bildenden Dermatogen ab. Ich habe hier den allgemeinen Begriff, Trichom, vorangestellt; sehen wir uns im Pflanzenreich nach dahin gehörigen Sprossungen um, so finden wir in den verschiedenen Haaren auf Blättern, Stengeln und Wurzeln die reichste Auswahl. Es giebt aber nun sowol noch andere, sich aus dem Dermatogen oder wenigstens aus einer einzelnen oberflächlichen Zelle bildende Trichome, welche nichts weniger als Haarbildungen der natürlichen Betrachtungsweise sind, als auch giebt es eine grosse Zahl starker Haarbildungen, welche wir ihrer Festigkeit wegen Stacheln zu nennen pflegen, und die ihren Ursprung durchaus nicht aus den Dermatogenzellen allein nehmen.

---

[1]) Schon oben ist angeführt, dass in der Blüthenregion auch Phyllome unzweideutiger Art sich aus dem Dermatogen bilden können.

Es ist also mit dem Begriff der Trichome nicht viel anzufangen, und wir werden dies in einem späteren Kapitel noch genauer zu erörtern haben; am wenigsten aber darf das Trichom unter die Gestalt-bestimmenden Componenten ersten Ranges, in eine Linie mit den Achsenorganen und deren normalen Sprossungen gestellt werden, schon weil es nicht wenige Phanerogamen giebt, welche wenigstens in ihren vegetativen Organen der Trichome durchaus entbehren.

Thallom-Phanerogamen. Aber dies führt uns zu der Frage zurück, ob die Gliederung der Phanerogamen in Caulome, Phyllome und Rhizicome, oder wie früher an der Keimpflanze gezeigt wurde, in wirkliche Wurzeln, Stengel und Blätter ausnahmslos bei allen zu finden sei; denn dies war eine Forderung, die wir an die Fundamentaleintheilung der Sprossungen einer natürlichen Abtheilung des Pflanzenreichs stellten.

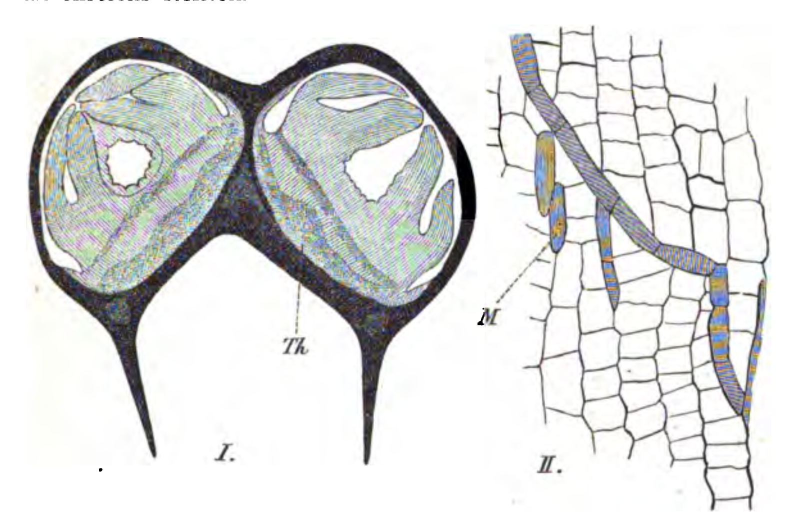


Fig. 2. (B. 136.)

Pilostyles Hausknechtii SOLMS. I. Querschnitt durch den Blattgrund von *Astragalus leiocladus*, in welchem zwei junge Pflanzen von *Pilostyles* wuchern. Das Gewebe der Nährpflanze ist dunkel schraffirt, der Parasit heller gehalten; Th der parasitische Thallus, welcher nach aussen die Blüthe entwickelt. (Schwach vergrössert.) — II. Längsschnitt durch das Mark des *Astragalus*, in welchem die vom Thallus ausgehenden Myceliumfäden (M) wuchern; 160fach vergrössert. (Nach SOLMS-LAUBACH, l. c.)

Hier haben wir nun zu unterscheiden, ob wir von der Phanerogame auf der höchsten Stufe ihrer Mannigfaltigkeit in morphologischer Entwicklung sprechen, welche zur Zeit der Blüthen- und Fruchtbildung stattfindet, oder ob wir nur von deren Vegetationsorganen sprechen. Das Letztere zu thun, sind wir hier gezwungen, weil die Blüthenbildung uns in ihrem morphologischen Werthe bisher noch ganz fremd geblieben ist.

Es giebt nun allerdings gewisse, wenige Phanerogamen, in deren Vegetationsorganen die Ausgliederung von Achse und Sprossungen, deren Differenzirung genannt, fehlt, wo die vegetative Masse, anstatt differenzirt zu sein, einen nach Art der Pilze äusserlich homogenen Thallus bildet. Eine solche, sehr von dem Phanerogamen-Typus abweichende Pflanze beschrieb SOLMS-LAUBACH [Bot. Zeitg. 1874 No. 4 u. 5, Taf. I.]; es ist die Rafflesiacee *Pilostyles Hausknechtii*, von der ich in Fig. 2. eine Abbildung entlehnt habe. Die Pflanze lebt (in Syrien und Kurdistan) parasitisch auf den Blättern mehrerer dorniger *Astragalus*-Sträucher und

bewirkt nach ihrer Blüthe deren Absterben, und zwar trägt jedes befallene Blatt der Nährpflanze an seiner Basis jederseits seiner Medianlinie je eine parasitische Pflanze. Letztere besitzt, wie die Fig. 2, I. zeigt, keine langgestreckte Hauptachse, keine Wurzel, kein Blatt; sie bildet vor der Blüthe einen napfförmigen Kuchen, aus welchem dann später die Blüthen hervorspriessen. Nur eine Ausgliederung zeigt sich daran: es gehen von ihm gegliederte, aus einer verzweigten Zellreihe gebildete Fäden aus (Fig. 2, II), welche das Markgewebe der wie sonst ausgegliederten Nährpflanze durchsetzen und von SOLMS-LAUBACH passend mit den, aus dem Gewebe der Pilze bekannten Myceliumfäden verglichen werden; diese gelangen zu den weiter aufwärts sich neu am Stammscheitel des *Astragalus* bildenden Blättern und bilden in ihrem Grunde eine neue, bald selbständig sich weiterbildende parasitische Pflanze; diese Fäden etwa mit Wurzeln vergleichen zu wollen und die sie erzeugende Achse demnach nur als blattlos zu bezeichnen, verbietet sowol die Entwicklungsgeschichte, wie die Wachsthumsart und die Tendenz dieser Fäden. —

Wir haben also in diesem Beispiele, dem sich noch leicht mehr anreihen liessen (namentlich die bekanntere Gattung *Cytinus* und die meisten Repräsentanten der Balanophoraceen, s. EICHLER in »Flora brasiliensis,« Fasc. 47!), eine höchst merkwürdige Wiederholung der Erscheinungsform niedriger Thalluspflanzen, der Pilze, in den vegetativen Organen der Phanerogamen.

Diese Ausnahme von den aufgestellten Regeln erscheint gravirend; allein es ist dabei zu bemerken, dass wahrscheinlich die Keimung dieser Pflanze, deren Entwicklung aus dem Samen bisher noch unbekannt ist, in sehr jugendlichen Stadien wenigstens eine Andeutung der Verhältnisse zeigen würde, welche wir oben bei der normalen Differenzirung aus dem Samen schilderten. Der Entwicklungsgang ist bei *Pilostyles* nur ein entgegengesetzter: während sonst die Ausgliederung von der Keimung an eine reichere wird, so bleibt sie hier auf der einfachsten Stufe stehen oder geht sogar dadurch zurück, dass Sprossungen nicht ausgebildet werden, deren Anlage dem Samenbau nach zu erwarten und deren Entwicklung also principiell möglich war. Und fragen wir uns nun nach dem Grunde dieses verschiedenartigen Entwicklungsganges, so liegt er wieder in physiologischen Verschiedenheiten; dieser vollkommene Parasit bedarf zu seiner Entwicklung nur eines breiten Verbindungsstückes mit der Nährpflanze, um leben und sich fortpflanzen zu können; zu seiner vegetativen Vermehrung dienen ihm jene im Marke wuchernden Mycelfäden; so einfach dieser Prozess erscheint, so genügend ist er, der Thatbestand beweist es ja. Die vollkommen ausgebildete Nährpflanze versieht durch ihre reiche Gliederung alle die Forderungen, welche die Lebenserhaltung ihres Parasiten stellt, ist gewissermaassen für denselben mit differenzirt. Nur wenn der Parasit zur sexuellen Vermehrung schreitet, ist er auf eigene Sprossungsthätigkeit nach den Regeln phanerogamer Blüthenbildung angewiesen, und alsdann bildet er wirklich Phyllome aus, treibt aber natürlich auch dann keine Wurzeln. Der geschilderte Ausnahmezustand darf uns also nicht überraschen und in dem Vertrauen auf die festgestellten allgemeinen Regeln phanerogamischer Differenzirung erschüttern, da wir schon oben das zwingende und Ausnahmen hervorrufende Uebergewicht der mechanisch-physiologischen Grundprincipe kennen gelernt haben.

Das Fehlen einzelner Sprossungsklassen. — Hierfür lassen sich noch neue Beweise aufführen; so zunächst die Wurzellosigkeit nicht ganz weniger im Wasser untergetaucht lebender Phanerogamen, wie *Aldrovanda vesiculosa* L.,

(vergl. dieses Handbuch, pag. 127), die Species der Gattungen *Myriophyllum*, *Ceratophyllum*, viele Arten von *Utricularia* (vergl. l. c. pag. 134), soweit sie im Wasser schwimmen, und andere mehr; sie gehören sehr verschiedenen Familien des natürlichen Systems an und zeigen durch die nächsten verwandtschaftlichen Beziehungen zu solchen Pflanzen, bei denen die Wurzelausbildung ganz normal erfolgt, wie wenig der Natur darauf ankommt, eine Wurzel nicht zur Ausbildung gelangen zu lassen, die physiologisch unnütz ist; die völlig untergetauchten und dabei frei schwimmenden Wasserpflanzen bedürfen der Wurzeln weder zur Erhaltung der für sie nothwendigen Lage im Raum, noch zum Aufsaugen des Wassers. Von sehr grosser Wichtigkeit ist für uns aber, dass im Samen die Wurzel angelegt ist und nur bei der eigenartigen Ausbildung der betreffenden Wasserpflanzen unterdrückt wird; denn daraus geht hervor, dass die besprochenen Ausnahmen nur gewisse Stadien im Leben der genannten Pflanzen betreffen, aber nicht durchgreifend auf einen im Wesen verschiedenen Aufbau hinweisen; ja es geht sogar daraus hervor, dass jene Ausnahmen bei den genannten Arten fortfallen würden, sobald sie in Lebensverhältnisse gebracht würden, welche sie zwängen, von den unterdrückten Anlagen Gebrauch zu machen.

Die Blattlosigkeit ist scheinbar unter den Phanerogamen nicht selten, in Wirklichkeit aber viel seltener, als die unter den genannten Umständen auftretende Wurzellosigkeit. Man darf wol behaupten, dass nur in den Fällen, wo, wie bei *Pilostyles*, auch die normale Ausbildung einer äusserlich fest begrenzten Hauptachse unterbleibt und die Differenzirung damit völlig herabgedrückt wird, dass nur in diesen Fällen auch eine wirkliche Blattlosigkeit damit verbunden ist. Sehr viele, gut gegliederte Phanerogamen scheinen keine Blätter auszubilden, aber sie unterdrücken nur deren an den normalen Stellen in der grössten Regelmässigkeit angelegten Anfänge in ihrem weiteren Wachsthum (s. unten!). Und so sehen wir denn also, dass zwar die Sprossbildung und Differenzirung der Phanerogamen thatsächlich nicht nach ganz gleichen und dieselben gestaltbestimmenden Componenten liefernden Regeln erfolgt, dass aber der Typus aller ein gleichartiger und nach den auseinandergesetzten Regeln gebildeter ist, den wir deshalb als wissenschaftlich richtige Grundlage für die vegetativen Organe derselben annehmen können. Die Ausnahmen erklären sich sämmtlich aus der im Leben jeder einzelnen Art, jedes einzelnen Individuums eigenartig und durch alle äusseren Einflüsse modificirt auftretenden Mechanik des einfachsten Zusammenwirkens aller vegetativen Organe zur Erreichung der Lebensaufgaben. —

Regeln für die Gliederung. — Nunmehr müssen wir die Sprossbildungsfähigkeit der verschiedenen Sprossungen, des Stengels, der Wurzel und des Blattes, nochmals eingehender betrachten. Nach dem oben Geschilderten soll der Stengel die Fähigkeit haben, sich in weitere Zweige auszugliedern, welche in den Blattachseln stehen und die Eigenthümlichkeiten der sie bildenden Hauptachse durchaus wiederholen; der Stengel hat aber in seiner Charakterisirung auch die Eigenschaft, Blätter, oder besser gesagt Phyllome auszubilden, und endlich haben wir auch schon an der zuerst betrachteten Keimpflanze von *Nymphaea* (Figur 1) Wurzeln aus ihm entspringen sehen, welche in ihren Eigenschaften und äusserlichen Charakteren durchaus der die primäre Stengelachse unten abschliessenden und ihr entsprossten Hauptwurzel glichen und dieselbe sogar bald im Wachsthum überflügelten. Wir sahen, dass der Wurzel die Blätter fehlten, und da wir den Stengelzweigen ihren normalen Platz in den Blattachseln angewiesen haben, so muss bei dem als typisch angenommenen Verhalten den

Wurzeln auch die Fähigkeit, Stengelzweige hervorzubringen, abgehen; dagegen haben sie eine ausgedehnte Fähigkeit zu einer gleichartigen Sprossbildung, bilden also Wurzelzweige in voller Freiheit der Zahl und des Ortes. Endlich haben wir das Blatt als eine Sprossung beschrieben, deren Hauptcharakter gerade in dem begrenzten Wachsthum, in der nicht vorhandenen Möglichkeit sich weiter zu verzweigen und neue selbständige Gebilde hervorzubringen, lag; und so sehen wir denn die Sprossbildungsfähigkeit vom Stengel zum Blatt hingerechnet successive abnehmen.

Halten wir einstweilen daran fest, obgleich wir alsbald diese Regeln durch Ausnahmen gestört finden werden, um das Verhältniss der Sprossungen zu einander festzustellen. Der Stengel ist in Bezug auf die von ihm getragenen Blätter eine Abstammungsachse, ebenso in Bezug auf die von ihm ausgehenden Stengelzweige und Wurzeln; ebenso ist die Wurzel in Bezug auf die von ihr ausgehenden Wurzelzweige eine Abstammungsachse, das Blatt ist dagegen nicht als solche zu bezeichnen. Die von Stengel und Wurzel ausgehenden neuen, jüngeren Stengel- und Wurzelzweige können sich nun wiederum verzweigen, und jedenfalls müssen die Stengelzweige Phyllomen als Abstammungsachsen dienen, sofern sie ihrem Charakter entsprechen wollen. Die neu entstehenden Verzweigungen haben wiederum dieselbe Verzweigungsfähigkeit, und so setzt sich ein vielfach ausgegliederter Pflanzenkörper, wie ein Laubholzbaum, aus einer grossen Zahl ungleichaltriger und deshalb ungleichwerthiger Verzweigungssysteme zusammen. Die zuerst vorhandene Achse muss für jedes selbständige Individuum die Hauptachse des keimenden, einen beblätterten Stengel nach oben und eine blattlose Wurzel nach unten entsendenden Keimpflänzchens sein, welche wir deshalb schon früher als primär bezeichneten, während alle folgenden Abstammungsachsen ihrem Alter, auf die jedesmalige Abstammungsachse bezogen, entsprechend als secundäre, tertiäre . . . . , allgemein als Achsen erster bis n-ter Ordnung bezeichnet werden.

In der Praxis würde es oft schwierig und oft sogar unmöglich sein, den völlig richtigen Rang irgend einer Sprossung, auf die absolut primäre Achse der betreffenden Pflanze bezogen, anzugeben. Untersucht man z. B. die Sprossungsverhältnisse irgend eines abgebrochenen Baumzweiges in sich, so würde es eine ebenso langwierige als unnütze Mühe sein, nachzuforschen, das wievielte Sprossungsglied des verzweigten Stammes derselbe ist, da er aber in seinem Wesen von der Hauptachse nicht verschieden ist, sondern nur in dem Range, welchen er an dem ganzen Baume einnahm, so abstrahirt man vom letzteren und sieht ihn selbst für die betreffende Untersuchung als Hauptachse an, der man zum Unterschiede von der absoluten, zum Stamme gewordenen primären Achse des Baumes die Bezeichnung relativ hinzufügt. Man hat dadurch ein leichtes Mittel in der Hand, das Vorkommen von unnöthig hohen und die Begriffe leichter verwirrenden Rangzahlen zu vermeiden, zumal oft die auf die relative primäre Achse eines Pflanzentheiles bezogenen Ableitungen ein viel höheres Interesse haben, als die absoluten Rangzahlen. —

Die Aufeinanderfolge der Blätter am fortwachsenden Stengel und dessen Zweige ist eine regelmässige (s. Abschnitt II.); jedes jüngere Blatt steht über jedem älteren an derselben Abstammungsachse entstandenen, und zwischen schon vorhandenen Blättern werden niemals neue angelegt; wo eine solche Anlage scheinbar stattfindet, beruht sie auf der Beblätterung unterdrückter Stengelzweige, deren jeder gerade so von unten nach oben Blätter entwickelt wie die Achsen höherer Ordnung. Diese strenge Aufeinanderfolge darf als ein Fundamentalgesetz für die Auszweigungsart der Phanerogamen betrachtet werden (findet sich

auch ebenso bei Moosen und Gefässkryptogamen), und wird als acropetale Entwicklung bezeichnet.

Es ist wol zu bemerken, dass wir hier zunächst nur von den Vegetationsorganen reden; in der Blüthe darf die strenge Acropetalie in der Bildung der Phyllome mindestens angezweifelt werden und hat wol wirkliche Ausnahmen, sogar in den den eigentlichen Blüthenphyllomen vorausgehenden Hochblattkreisen. Davon wird am betreffenden Orte die Rede sein; der allgemeine Grund ist der, dass Vegetationspunkte eingeschaltet werden können und dass diese zu neuen Sprossungen Veranlassung geben.

Von Hofmeister [l. c. pag. 411] ist in voller Schärfe hervorgehoben, dass zwischen dem Alter einer Aussprossung und deren Dignität insofern eine constante Beziehung herrscht, dass immer die Sprossung höherer Dignität sich vor der Sprossung niederer Dignität bildet, was besonders scharf dann hervortritt, wenn man dem Beispiele Hofmeister's und vieler anderer Autoren folgend die Trichome als eine Sprossungsklasse neben die der Phyllome und Caulome stellt. Alsdann legten sich die letzeren immer zuerst an den Abstammungsachsen an, die jungen Stengelzweige also vor den Blättern, welche sie in ihrer Achsel tragen (vor den Stützblättern), und diese entstehen wiederum früher als irgend welche Haarbildungen an den betreffenden Theilen der Abstammungsachse sich zeigen. Diese Reihenfolge in der Entstehung ist aber von Warming [l. c.] in seinen entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen ebenso scharf widerlegt worden, wenigstens in der die Reihenfolge von Caulom- und Phyllom-Anlagen betreffenden Angabe. Nach ihm ist es für die vegetativen Achsenanlagen, von denen wir einstweilen allein sprechen, eine allgemeine Regel, dass sie lange nach den sie stützenden, sogen. Tragblättern und erst viel tiefer am Stengel angelegt werden, als die Blätter selbst. Dieses Verhältniss scheint sich für die Caulombildungen in den Blüthenregionen insofern umzudrehen, als dort häufiger (aber durchaus nicht immer) die Seitenachsen vor ihren Tragblättern angelegt werden, ja oft sogar ohne irgend ein Tragblatt, dessen Anlage ganz unterdrückt wird. Da sich Hofmeister [l. c.] hauptsächlich auf Beispiele in den Blüthenregionen gestützt hatte, so ist der auffallende Widerspruch beider Angaben gelöst. Da man aber die vegetativen Organe als Norm gebend betrachten muss, so ist dem Warming'schen Gesetze der Vorrang einzuräumen. Und sobald man ohne Zuhilfenahme der Anatomie die Entstehung zeitlich verfolgt, scheint sogar in Bezug auf die Trichome oft gerade das Gegentheil daraus hervor zu gehen, allerdings mit Unrecht. Man bemerkt nämlich nicht selten die fortwachsenden Stengelspitzen dicht in ein Haarkleid eingehüllt, welches schon eine mächtige Grösse zeigt, wenn die Blätter äusserlich kaum sichtbar hervortreten; man bemerkt ferner stets die Stengelspitzen von den jugendlichen, noch nicht ausgebreiteten Blättern umhüllt, so dass die genetische Spitze jedes Zweiges erst durch einen medianen Längsschnitt sichtbar wird. Diese Täuschung wird dadurch veranlasst, dass nicht dieselbe Reihenfolge in der Entwicklungsgeschwindigkeit herrscht wie in der Anlage der Sprossungen; die Blätter eilen in ihrem Wachsthume den sie producirenden Stengelspitzen sehr rasch voraus, übertreffen darin die in ihren Achseln sich anlegenden Zweige ausserordentlich und werden selbst meistens von einem gewissen Zeitpunkte an, von den an ihnen selbst hervorspriessenden Haaren weit übertroffen, die ihr Wachsthum am schnellsten vollenden. Die nöthigen Schutzeinrichtungen zur Erhaltung der alles Leben enthaltenden Achsenspitze verlangen es so. Ja es ist gar nicht nöthig, dass die zur bestimmten Zeit angelegten Sprossungen, wie namentlich die Stengelzweige, überhaupt in

zu intensiverem Wachsthum eintreten; sie können auf dem unwüchsigeren Stand-punkte, den sie auch nach ihrem ersten Sichtbarwerden einnahmen, lange Zeit verharren oder für immer daran bleiben, während die Sprossungen geringerer Dig-nität sofort ihre normale Grösse erlangen; aber niemals hört damit die Möglich-keit für die unentwickelt ruhenden Aussprossungen auf, sich zu einer späteren Zeit unter veränderten Wachsthumsbedingungen der relativen Abstammungsachse doch nachträglich mit voller Kraft und an der ihnen rechtmässig zukommenden Stelle auszubilden.

An allen unseren Bäumen und Sträuchern und an den meisten Kräutern hat der aufmerk-same Beobachter unzählige Male Gelegenheit, diese nachträgliche Entwicklung frühzeitig angelegter Zweige aus sogen. schlafenden Knospen zu bemerken. Sie treten nicht selten noch kräftig aus Blattachseln hervor, in denen die zugehörigen Mutterblätter schon längst abgefallen sind, und zwar zumeist dann, wenn durch Absterben der Spitze der relativen Abstammungsachse das Weiterwachsen in der früher hauptsächlich innegehaltenen Richtung gehemmt ist und die Wachsthumsenergie nur die nach-liegenden seitlichen Vegetationspunkte zur Entwicklung bringt. Am leichtesten kann man daher eine schlafende Knospe zum Austreiben veranlassen, wenn man über ihr die relative Abstammungsachse abschneidet; auf diese Weise gelingt es, die schlafenden Knospen zum Erwachen zu bringen und eine reiche Seitenverzweigung eintreten zu lassen bei Pflanzen, welche beim normalen Wachsthum der Spitze niemals Seitenzweige zu bilden pflegen, wie der Hauptstamm der Palmen u. a.

Nur aus dem Grunde habe ich in diesem allgemeine Grundsätze entwickelnden Abschnitt so viel Rücksicht auf die schlafenden Knospen der Achsen genommen, weil darin wiederum ein neuer Unterschied den Phyllomen gegenüber gewonnen wird. Innerhalb der Vegetationsorgane der Phanerogamen nämlich findet ein Stehenbleiben in der Ausbildung der Blätter nicht statt; schlafende Blätter giebt es nicht; jedes angelegte Blatt hat sich innerhalb der ihm specifisch zukommenden Zeit zu entwickeln und ist mit dieser seiner Entwicklung später fertig als das nächst unter ihm, und früher, als das nächst über ihm an derselben Achse stehende.

Da auch die Wurzel ihre Verzweigungen acropetal zu bilden pflegt, wenn-gleich nicht mit der Regelmässigkeit, welche die Blattbildung und Zweiganlage an den fortwachsenden Stengeln charakterisirt, so sehen wir in den Sprossbildungen eine gewisse Regelmässigkeit und hinwider auch Freiheit, von deren Zusammen-wirken die ganze Gestalt des phanerogamen Individuums zunächst abhängt; die demselben eingeräumte Freiheit beschränkt sich allerdings bei unsern bisherigen Betrachtungen auf die Ausbildung der axillären Zweige, aber auch auf deren Richtung, die wir unbestimmt gelassen haben.

Adventive Sprossungen. — Unter diesen Umständen muss es bei der Betrachtung der Keimpflanze von *Nymphaea* (Fig. 1 oben) auffallen, dass dort aus der Hauptachse Wurzeln (RA) hervorbrechen, welche das Wesen der Haupt-wurzel (R) vollständig wiederholen und derselben gleichen, dieselbe sogar an Grösse früh übertreffen, welche Achsen zweiter Ordnung sind, ohne aber dabei von der Wurzel erster Ordnung abzustammen; sie erhalten dadurch eine gewisse Selbständigkeit. Regelmässigkeit in der Anordnung zeigen sie nicht; sie brechen zwischen den Blättern durch, sind aber durchaus nicht an deren Entwicklung streng gebunden, können dies und jenes Blatt ganz überschlagen u. s. w. Eine Vergleichung mit anderen Keimpflanzen zeigt, dass diese Wurzelsprossung aus dem Stengel durchaus keine allgemeine Eigenschaft keimender Phanerogamen ist, wenngleich sie sich häufig genug findet; die Entwicklungsgeschichte lehrt, dass die aus dem Stengel hervorsprossenden Wurzeln sich anlegen und weiter

entwickeln, wie die Nebenachsen aus der Hauptwurzel. Wir haben hier die Erscheinung vor uns, dass ausser den normalen Sprossungen, welche jede differenzirte Phanerogame in einer streng geregelten Weise ausgliedert, auch solche unter gleichen entwicklungsgeschichtlichen Verhältnissen ausgegliedert werden, deren Auftreten (morphologisch betrachtet) nicht nur nicht nothwendig, sondern sogar störend ist, weil sie die Freiheit, die der Ausgliederung bisher eingeräumt wurde, vergrössern. Wir nennen diese Sprossungen adventiv und finden die Ursache ihrer Entwicklung in physiologischen Bedürfnissen und oft in der gewaltsam am lebensfähigen Orte zur Erhaltung des Lebens durchbrechenden Wachsthumsenergie. Die vergleichende Anatomie charakterisirt die adventiven Bildungen als solche Achsen (nur von Achsen ist die Rede), welche an Theilen des Pflanzenkörpers entstehen, die schon in der Umbildung zu Dauergeweben begriffen waren und ihre Theilungen eingestellt hatten, nun aber plötzlich die neuen Ausgliederungen zwischen den früher normal angelegten in einem zu diesem Zweck local gebildeten Meristemgewebe entstehen lassen. Diese Charakterisirung drückt dasselbe auf Zelltheilungen bezogen aus, was ich durch das äusserliche Hervortreten bezeichnet habe.

Ausserdem liegt in dem Ausdruck aber auch noch das Unerwartete der Erscheinung eingeschlossen; wenn wir uns an das normale Auftreten von beblätterten Achsen in den Achseln vorhandener Blätter, ferner an das von Seitenwurzeln an den jungen Wurzelspitzen gewöhnt haben, so fällt uns das Auftreten von beblätterten Achsen an Wurzeln und umgekehrt als dieser Regel nicht entsprechend auf. Wir gehen dabei von der Annahme aus, dass die zuerst von uns, als meistens vorkommend, beobachteten Gesetzmässigkeiten auch wirklich von der Pflanze selbst befolgt werden müssten, und wenn wir durch neue Thatsachen über Abweichungen belehrt werden, so bezeichnen wir sie dem entsprechend auch an der Pflanze, für welche sie durchaus keine Abweichungen, sondern selbst die Folge einer uns unbekannten neuen Gesetzmässigkeit sind. Das Kapitel über adventive Bildungen ist daher im Wesen als die Zusammenfassung jener Erscheinungen im Wachsthum der Pflanzen zu bezeichnen, welche nach den, als Gesetze betrachteten und von uns entworfenen Regeln wie Ausnahmen erscheinen in Bezug auf die Sprossbildung. Nicht nur können die Caulome seitlich adventiv auftreten; es ist sogar von PRILLIEUX [Annales des Sciences natur., Bot., 1856, IV, tome 5. pag. 267—282, pl. 17 u. 18] und von IRMISCH nachher genauer von WARMING [Vidensk. Meddel. fra den naturhist. Forening i. Kjöbenhavn, 1874 Nr. 1 u. 2, Taf. IV.] an Wurzeln von *Neottia Nidus avis* eine direkte Umbildung der Wurzelspitze zu einer blättertragenden Stengelspitze beobachtet worden. Solche Ausnahmen bleiben gewöhnlich nicht vereinzelt, und so ist denn eine ganz analoge Bildung kürzlich von *Anthurium longifolium* durch GABEL [Botan. Ztg. 1878, pag. 645—648] bekannt gemacht. Die Seitenwurzeln dieser Pflanze, und zwar die nahe unter der Oberfläche der Erde gelegenen, verlieren plötzlich ihre Wurzelhaube, bekommen an der Spitze einige grünliche Schuppen, die beim weiteren Wachsthum der sich aufwärts krümmenden Sprossspitze wieder verloren gehen, und treiben alsbald normale Blätter. Der anatomische Bau der Wurzel geht an einer Grenzfläche direkt in den des Stengels über, die Gefässbündel des neu entstandenen Stammes setzen sich direkt an die der Wurzel an. In einem Falle wurde sogar die Entstehung von zwei Sprossen aus einer Wurzelspitze beobachtet. — Dagegen geht aus der oben für die Phyllome innerhalb der Vegetationsorgane der Phanerogamen festgesetzten acropetalen Entwicklungsfolge hervor, dass adventive Blätter

nicht vorkommen. Wo man solche annehmen könnte, bezieht man sie stets auf die normale Ausgliederung aus adventiven Stengeln, auf die sie in der That zurückgeführt werden müssen und für welche sie normal und Charakter-bestimmend sind.

Dagegen sind seit langer Zeit solche sehr merkwürdige Ausnahmefälle bekannt, in denen ein Blatt, noch am Stengel stehend oder künstlich davon losgelöst, Adventivknospen auf seiner Fläche oder an seinem Rande bildet, welche zu neuen beblätterten Pflänzchen auswachsen und alsbald durch eigene Bildung adventiver Wurzeln sich zur selbständigen Ernährung befähigen. Also nicht nur beide Arten von Caulomen, sondern sogar die in ihrem gesetzmässigen Wachsthum auf den kleinsten Lebenskreis beschränkten Phyllome besitzen eine in der normalen Sprossbildung durchaus nicht vorgesehene Fähigkeit, aus Zellen, welche unter gewöhnlichen Verhältnissen die erlangte Form nicht mehr verändert hätten, neue Meristeme zu entwickeln und so ein selbständiges Fortwachsen zu erzeugen. Nur wenige von diesen Ausnahmefällen kommen regelmässig und unter normalen Wachsthumsverhältnissen vor; so besonders die Adventivpflänzchen auf den Blättern von *Drosera* nach NITSCHKE [Bot. Zeitg. 1860 und 1861; vergl. das Literaturcitat auf pag. 116 dieses Handbuches], die auf üppig wachsenden Mutterpflanzen sehr häufig sein sollen; ferner die zu den Crassulaceen gehörende Gattung *Bryophyllum*, wo die jungen Adventivknospen in den Einschnitten der gekerbten Blätter entstehen und dort schon vor der völligen Entfaltung des Blattes als eine kleine Masse kleinzelligen Gewebes, also mit einer gewissen Regelmässigkeit auftreten. Ferner treten solche Knospenbildungen an den Blättern von *Cardamine pratensis* sehr häufig auf und lassen sich dort leicht beobachten, ferner an der seltenen Orchidee *Malaxis paludosa*, und an den in Gewächshäusern zu findenden *Amorphohallus bulbifer*, ebenso an *Pinellia tuberifera*, und anderen Araceen. In anderen Fällen kann man diese Adventivknospenbildung künstlich hervorrufen, so namentlich bei zahlreichen Arten der in mannigfacher Beziehung ausgezeichneten Gattung *Begonia*; die grossen sogen. »Schietblätter« werden in den Gärtnereien dadurch vermehrt, dass abgeschnittene Blätter entlang den Nerven mit Einschnitten versehen und dann flach auf feuchte Erde unter Glasbedeckung gelegt werden: an den Einschnitten spriessen dann »Brutpflänzchen« hervor, d. h. aus adventiven Knospen ausgebildete, neu aus eigenem Meristem entstandene beblätterte Achsen mit Adventivwurzeln. Ueber die Entwicklungsgeschichte dieser interessanten Blätter-Adventivsprosse hat F. REGEL [Jen. Zeitschr. für Nat. 1876, p. 477] ausführlich berichtet; über *Bryophyllum*-Sprosse: BERGE, [Beitr. zur Entw. v. *Bryoph. calycinum.* Zürich 1877]; vortrefflich lassen sich ebensolche an den Arten von *Peperomia* beobachten, über welche BEINLING [COHN's Beitr. z. Biol. d. Pflanz., vol. III. Heft 1. pag. 25 ff.] die ausführliche Entwicklungsgeschichte gegeben hat. Stets brechen die Wurzeln vor dem Erscheinen der jungen Adventivknöspchen nach aussen hervor (bei *Peperomia* z. B. nach 4—6 Tagen, die Knospen dagegen nach 10—14 Tagen als helle Hügel auf dem dunklen Braun der Schnittfläche sichtbar), beide immer in unmittelbarer Nähe der Fibrovasalstränge, aber die adventiven Wurzeln endogen, die Knöspchen exogen angelegt. An den Blättern der Begonien treten sogar aus den Epidermiszellen Wurzelhaare sogleich hervor, welche bis zum Erscheinen der Blattwurzeln an deren Stelle functioniren. Die Knospen strecken sich zu einem Caulomcylinder mit bald entwickeltem normalen Blatt, an dessen Grunde der axile Vegetationspunkt verborgen liegt; ihre Zahl ist meist gross, aber viele abortiren, ohne aus-

zuwachsen; sie erscheinen umrahmt von den vorher schon angelegten Wurzeln oder auch zwischen ihnen. Die Achsen bekommen aber alsbald ihre eigenen Wurzeln und lösen sich allmählich von dem Mutterblatte los, dessen Wurzelsystem damit zu Grunde geht. — Es sei beiläufig hier erwähnt, dass eine solche Bewurzelung sogar an den stark metamorphosirten Fruchtblättern vor sich gehen kann; CARRIÈRE hat die Bewurzelung der Früchte von *Lilium speciosum* beobachtet [Revue horticole 1877, pag. 207].

Die Frage nach der morphologischen Einheit. — Diese Gleichheit in der Befähigung aller drei von uns unterschiedenen Sprossungsklassen ist wenigstens in der Beziehung sehr lehrreich und von theoretischem Werthe, als sie die oben gleichfalls aufgeführte Klasse der Trichome als ungleichwerthig diesen ersten dreien gegenüberstellt. Denn kein echtes Trichom (charakterisirt nach dem entwicklungsgeschichtlichen Begriff) ist im Stande, eine phanerogame Pflanze selbständig aus sich heraus zu bilden, und man kann also darin eine Bestätigung dafür erblicken, dass bei der Eintheilung der Sprossungen die Haare einstweilen zu übersehen sind. — Diese geschilderte Gleichheit hat aber zusammen mit anderen Gründen einige Autoren veranlassen wollen, die Eintheilung der vegetativen Organe nach Wurzel, Stengel und Blatt überhaupt als unstatthaft anzunehmen. Das ist zwar richtig und von den scharfsichtigsten Morphologen stets auf's Neue bestätigt [wie z. B. von WARMING in seinen »Recherches sur la ramification«], dass eine durchaus scharfe Charakterisirung und somit Unterscheidung der drei Sprossungsgattungen im Phanerogamenreich nicht möglich sei, dass jeder gefundene Charakter in seinen zahlreichen Consequenzen diese oder jene Ausnahme erleiden müsse; aber wenn z. B. C. H. SCHULZ-SCHULTZENSTEIN [Neues Syst. d. Morph. pag. XII] diese Eintheilung als einen Grundfehler der Morphologie bezeichnet, so ist dies nur dadurch zu erklären, dass dieser Autor eine so strenge Durchführung morphologischer Begriffe für möglich hielt, wie sie die frei schaltende Natur unmöglich macht. Zwar hat er richtig eingesehen, dass man die Produkte dieser Eintheilung nicht als Organe der Pflanze zu bezeichnen habe, weil jedes derselben der Function nach gleich sein könne; aber der falsche Name kann an und für sich gleichgültig sein, wenn nur etwas Haltbares mit ihm belegt ist. Denn will man die überall getroffene Unterscheidung von Stengel Wurzel und Blatt nicht gelten lassen und sucht man dafür nach einer anderen Grundlage, mit welcher die Morphologie auf sichereren Bahnen fortschreiten könnte, so bleibt nichts anderes übrig, als zur Zelle hinabzusteigen, auf deren Formenreichthum in letzter Instanz der Formenreichthum der Phanerogamen beruht. So interessant es nun auch ist, diesen Gedanken zu verfolgen, und so vortreffliche Resultate die Entwicklungsgeschichte mit ihm erzielt hat, so ist doch damit der Kern der Morphologie nicht erschöpft, sondern es ist nur damit auf das schwierige Problem hingewiesen, wie bei aller Gestaltverschiedenheit eine so unerwartete Gleichartigkeit der verschiedenen Pflanzentheile sich herausstellen könne. Diese Gleichartigkeit aber liegt weniger im morphologischen Verhalten als in der gleichen Lebensenergie verschieden gestalteter Theile, und was besonders die Fähigkeit sowol der Stengel im allgemeinen als gewisser Blätter und Wurzeln anbelangt, neue Individuen unter bestimmten Einflüssen zu bilden, so kann man dafür als Erklärung anführen — wenn dies eine Erklärung genannt werden darf —, dass nach allen Beobachtungen, die man über diesen Gegenstand bisher angestellt hat, sich unter dem günstigen Zusammentreffen gewisser (oft unbekannter) günstiger Umstände aus jedem und an jedem in seiner äusseren Gestalt als selb-

ständige Sprossung von uns bezeichneten Pflanzentheile ein neues Meristem bilden kann, welches die Lebensthätigkeit des betreffenden Theiles zeitweise erhält und durch eine geeignete Neubildung individualisirt. Diese Fähigkeit hat allerdings selbst wieder ihren Grund in der im Wesen durchaus gleichartigen inneren Zusammensetzung aller äusserlich noch so verschieden gestalteten Theile einer und derselben Pflanze, und während sie sich auch noch bei den höchst organisirten Pflanzen, eben den Phanerogamen, findet, so fehlt sie bekanntlich schon in verhältnissmässig tiefen Klassen des Thierreichs, weil dort die verschiedenen Glieder des Individuums eine ihrer verschiedenen Function entsprechende äussere Form und innere Ausbildung erlangt haben.

Dieser durchgreifende Unterschied in der Organisation von Pflanze und Thier hat schon seit lange die Aufmerksamkeit speculativer Naturforscher auf sich gelenkt. Da jeder schon von sich selbst gewohnt ist, die Einheit der animalischen Individualität so gewahrt zu sehen, dass eine äussere Gliederung des Ganzen im isolirten Zustande alsbald abstirbt, weil sie nicht im Stande ist, sich ohne Mitwirkung der übrigen Theile des betreffenden Organismus zu ernähren, so fällt es sehr auf, von den meisten Pflanzen irgend welche beliebig losgelöste Sprossungen, zumal Caulome, sich ihr Leben zu erhalten und alsbald weiter wachsen zu sehen, wenn dieselben nur in geeignete günstige Vegetationsbedingungen gelangen. Jede Sprossung dieser Art wiederholt nicht nur in ihrer äusseren Gestalt die der relativen Abstammungsachse und scheint dadurch das grosse Individuum im Kleinen abzuspiegeln, sondern sie kann auch wirklich ein eigenes Individuum werden. Diese Erscheinungsweise an den Pflanzen bezeichnet man als Verjüngung, und ausser C. H. SCHULTZ [Verjüngung etc.], dessen verworrene Morphologie an diesem Punkte als Hebel angriff, hat besonders A. BRAUN [l. c.] dieselbe auszulegen und für die Morphologie zu verwerthen gesucht. Er sieht eine reich ausgegliederte Pflanze (einen Baum mit seinen zahlreichen Zweigen) an als eine Kolonie, mit dem man nicht ein gut individualisirtes Einzelleben (wie ein Wirbelthier) vergleichen dürfe. Will man auf diese Betrachtungen näher eingehen, so sieht man sich zu der weiteren Frage genöthigt, wo alsdann in der ausgegliederten und verzweigten Pflanze die Individualität verborgen sei; jede beblätterte Achse dafür anzusehen scheint am nächsten zu liegen, jedoch muss hier nochmals auf die Fähigkeit von Wurzeln, Blättern und deren Stücken aufmerksam gemacht werden, gleichfalls das Individuum gelegentlich zu verjüngen. So würden wir denn consequenter Weise dazu kommen, jedes individualisirbare Meristem als Verjüngungselement oder die die ganze Kolonie zusammensetzende Einheit anzusehen, und dies würde ein Individuum sein, welches morphologisch gar nicht und physiologisch nur sehr schwankend charakterisirt werden könnte. Durch diese Verjüngungsdeutungen hat man sich vielfach nur Schwierigkeiten selbst bereitet, die nicht in der Natur der Sache lagen. Wenn man jeden Organismus ein Individuum nennt, der sich mit eigenen Mitteln erhält und die verschiedenen Theile, aus welchen er besteht, so harmonisch zusammenwirken lässt, dass dadurch seine Ernährung, sein Wachsthum und seine Fortpflanzung vollkommen gesichert ist, und dass die verschiedenen Theile durch die Aufgaben, welche sie dabei vollziehen, zu dem Ganzen in ein untergeordnetes Verhältniss treten, so ist jede Phanerogame gerade so gut wie jedes Thier als ein Individuum zu bezeichnen. Das Fortnehmen einzelner Theile von dem pflanzlichen Organismus bleibt nicht ohne Störungen für denselben, und dadurch schon, wenn sie auch nicht den Tod zur Folge haben, wird die in demselben herrschende Ein-

heit bewiesen. Wenn manche oder viele der fortgenommenen Theile die Fähigkeit haben, auch nach der Fortnahme vom Mutterstamm ihr Leben zu erhalten und auszuwachsen, so muss dies in einer selbständigen Weise geschehen, und die Möglichkeit dafür liegt darin, dass im Pflanzenreich in den vegetativen Organen eine sehr gleichmässige Vertheilung von Nahrungsstoffen und Ernährungsorganen gefunden wird. Wo letztere fehlen, hört auch für die losgelösten Ausgliederungen die Möglichkeit einer selbständigen Existenz auf, gerade wie im Thierreich. —

Die vegetative Reproduction. — Das ist aber jedenfalls ein Verdienst der Verjüngungstheorie, auf eine das gesammte Pflanzenreich sehr auszeichnende Erscheinung hingewiesen zu haben, welche ich, um dem Sachverhalt durch einen schärferen Ausdruck näher zu kommen, als vegetative Reproduction bezeichnen werde. Die Zweigbildung von Caulomen bietet zuerst die Möglichkeit dar, eine den Sexualact umgehende Vermehrung zu erzielen; die vegetative Reproduction kann auch andere Sprossungen dazu benutzen. Durch eine fortgesetzt vegetative Reproduction könnte sich das Leben der Mutterpflanze unbegrenzt weiter zu erhalten scheinen, wenn nur durch geeignete Vorrichtungen (wie z. B. durch regelmässiges Abfallen von zum Wurzelschlagen bestimmten Aesten) dafür gesorgt würde, dass die vegetativ reproductionsfähigen Sprossungen auch wirklich zur Reproduction gelangen. Solcher Vorkehrungen giebt es eine grosse Menge; wir werden auf dieselben bei dem Perenniren der Phanerogamen ausführlicher zurück kommen. Wir wollen hier nur eine einfache Vorkehrung der Art betrachten, wo thatsächlich Aeste gebildet werden, um abzufallen, Wurzeln zu treiben und die Mutterpflanze vegetativ zu reproduciren. In nebenstehender Figur ist eine gewöhnliche Pflanze der Gärten und deutschen Alpengegenden abgebildet, deren Blüthentraube in zwei sehr verschiedene Regionen zu zerfallen pflegt; nur die obere producirt Blüthen, die untere kleine Zwiebelchen, Bulbillen. Letztere entsprechen vollkommen beblätterten Zweigen, welche sich in den

Fig. 3. (B. 137.)

Polygonum viviparum, L. I. Obertheil des Stengels (in natürl. Grösse) mit dem obersten Laubblatt; die Hauptachse läuft in eine reiche, an der Spitze normal entwickelte Blüthentraube (F) aus, in deren unterer Hälfte (B) aber anstatt der Blüthen Blätter entwickelnde Bulbillen von den Hochblättern getragen werden. — II. Ein Stück aus der Stengelregion B von Figur I, eine einzelne Bractee (Hochblatt, br) mit der in ihrer Achsel entwickelten Bulbille (B) zeigend; an letzterer ist f das unterste deutlich ausgebildete Laubblatt; über der Bulbille bezeichnet br eine andere Bractee, aus deren Achsel die Bulbille ausgefallen ist. — III. Die abgefallene Bulbille einige Zeit nach ihrer Loslösung vom Stengel; sie hat adventive Würzelchen (RA) getrieben und bildet grössere Laubblätter aus. Fig. II. und III. vergr.

Achseln kleiner Blätter entwickeln, und zeichnen sich nur durch eine geringe Streckung bei fleischiger Dicke aus; sie treiben schon am Stengel selbst einige Blätter aus, fallen aber bald ab und entwickeln sich auf feuchter Erde ebenso weiter; die dabei nöthigen Wurzeln sind adventiv und brechen zahlreich durch den Achsentheil hindurch.

Diese Sprossungen sind zum Abfallen und Selbständigwerden bestimmt; die Abstammungsachse ernährt sie auf Kosten ihrer selbst, ohne, wie es sonst bei vegetativen Sprossungen der Fall ist, von ihnen das zum Austreiben verwendete Anlagekapital mit Zinsen auf diese oder jene Weise zurück zu erhalten. Diese Sprossungen fallen daher nicht mehr in den Begriff der früher erklärten Vegetationsorgane (unter welchen wir ohne morphologische Beziehungen die Gesammtmasse aller zum Zweck der Ernährung, Vergrösserung und individuellen Lebenserhaltung vereinigten Achsen und deren Sprossungen verstanden), sondern sie gehören in die zweite Klasse der Organe, die der Reproduction, deren wesentlicher Charakter die Erneuerung des individuellen Lebens der Mutterpflanze in einer oder in vielen Tochterpflanzen ist. Die hier geschilderte Erneuerung geht aber in einer Weise vor sich, welche sich von einer gewöhnlichen Zweigbildung am Mutterstamm nur durch das Endresultat, durch das Abfallen des gebildeten Sprosses unterscheidet; eine Sprossung, welche ein Vegetationsorgan sein könnte, wird ohne morphologischen Unterschied ein Reproductionsorgan, und so nennen wir diese Erneuerung die vegetative Reproduction.

Die sexuelle Reproduction. — Ausser der eben genannten, welche im Phanerogamenreich sehr verbreitet ist und eine wichtige Rolle spielt, besitzen alle Phanerogamen noch eine Reproduction ganz anderer Art, welche auf einem anderen physiologischen Akte beruhend als die Vegetationsorgane ihn kennen, zur Durchführung anderer morphologischer Entwicklungen abläuft. Es ist die in der ganzen organischen Welt auf die verschiedenste Weise ausgeprägte Sexualität, welche auch in allen Phanerogamen in gleichzeitig differenzirten männlichen und weiblichen Organen eine bestimmte Gestalt erhält und mittelst der Befruchtung der weiblichen Sexualorgane durch die männlichen eine andere Neubildung entstehen lässt, welche wie die vegetativ gebildete auf Kosten des mütterlichen Organismus entsteht und demselben nicht direkt zu Statten kommt, sondern nur Aehnliches sich entwickeln lässt, während der mütterliche Organismus schon vielleicht dem Tode verfallen ist: dies ist die sexuelle Reproduction.

In den älteren Lehrbüchern findet man sehr häufig die morphologische Schilderung nach zwei Hauptkapiteln zusammengefasst, welche den Titel führen: »Organe der Vegetation« und »Organe der Reproduction«. Diese Eintheilung ist deswegen falsch durchgeführt, weil man die Reproduction durch vegetative Sprossungen, wie die von *Polygonum viviparum*, nie unter dem Kapitel über Reproduction findet. Dennoch gehören solche Erscheinungen und andere mehr ebenso zu denen der Reproduction wie die Samenbildung, und es ist daher nöthig, den Kapiteln eine richtigere Bezeichnung zu geben und die Vegetationsorgane mit den Sexualitätsorganen in Gegensatz zu bringen. Die letzteren charakterisirt man dann am besten als Sprossungen, deren Anlage und Ausbildung das Zustandekommen des Sexualaktes und die Entwicklung des befruchteten weiblichen Organs zum Zweck hat; als Vegetationsorgane kann man dann diejenigen bezeichnen, deren Zusammenwirken sowol der Ausbildung jedes pflanzlichen Individuums an sich dienen muss, als es der schliesslichen oder wiederholten Entwicklung von Sexualorganen dienen kann. — Solche Pflanzen, wie das oben abgebildete *Polygonum*, zeigen die Gleichartigkeit und Verschiedenheit der vegetativen und sexuellen Reproduction sehr deutlich; das Endresultat ist bei beiden gleich, durch beide werden neue, selbständige Tochterpflanzen geliefert. Die vegetative

Weise umgeht den complicirten Geschlechtsprozess und macht direkt das, was die sexuelle Weise erst auf Umwegen, die die Bildung und das Absterben der männlichen Organe und vieles andere mehr erfordern, durch den gereiften und zur Keimung gelangten Samen liefern kann.

Es sei gleich an dieser Stelle auf das allgemein Charakteristische hingewiesen, was die Sexualität der Phanerogamen im ganzen Reich der Organismen morphologisch auszeichnet. Ueberall sind die Sexualorgane mit ihrem ganzen Zubehör von zum Schutz und zur Sicherung der Befruchtung dienenden Hülfsorganen jugendliche selbständige Sprossungen, welche nur an ihrer Abstammungsachse zur völligen Abwicklung aller der Prozesse gelangen können, zu denen sie bestimmt sind; sie schliessen daher eine vegetative Reproduction aus sich selbst aus, sobald sie richtig entwickelt sind. Die Sprossungen, aus denen die Sexualorgane hervorgehen, sind niemals die Hauptachse selbst, sondern sind deren Ausgliederungen erster, zweiter oder oft sehr hoher Ordnung. Jede zur Sexualität bestimmte Sprossung hat mit der Erfüllung des Zweckes, dem sie zum Zustandekommen des Sexualaktes unterworfen ist, ausgedient und stirbt dann ab; es kann daher auch niemals ein Sexualorgan in zwei oder mehr durch eine rein vegetative Ruhepause getrennten Perioden dieselbe Function übernehmen. Jedes männliche Organ stirbt also nach erlangter Befruchtungsfähigkeit in seiner Totalität ab, und jedes weibliche Organ kann nur einmal zur Empfängniss dienen. Es ist dabei gleichgültig, ob die betreffenden Organe ihre Function wirklich erfüllt haben oder nicht; männliche Organe, welche nicht befruchtet haben, sterben genau so ab wie solche, welche zur Befruchtung gelangt sind, und weibliche unbefruchtete Organe sterben früher ab als die befruchteten; auch bei den männlichen Organen dient die Vollziehung ihrer Geschlechtsfunction zur Verlängerung ihres Lebens. Auch die ganzen Sprossungen, von denen in der Regel nur ein kleiner Theil aus den männlichen, resp. weiblichen Sexualorganen besteht, haben dieselbe beschränkte Lebenszeit, welche sich nach der der von ihnen producirten Sexualorgane richtet. Sie sterben daher spätestens nach der Reife der weiblichen Organe zur Frucht ab, und die Mutterpflanze muss, um in einer neuen Periode neue Sexualreproductionen vorzunehmen, mit der Bildung neuer dazu bestimmter Sprossungen beginnen.

Der Unterschied, den in dieser Beziehung die höchsten Pflanzen verglichen mit den höchsten Thierklassen zeigen, ist ein durchgreifender und kann für diese ausgebildeten Stufen beider Reiche als ein vortrefflicher Charakter dienen. Begründet ist derselbe in der Verschiedenheit der Gliederungsverhältnisse, welche im Pflanzenreich die ernährenden Organe nicht zu localisiren, sondern über die ganze Pflanze auszudehnen und nach Bedürfniss zu vermehren pflegen; es ist daher derselbe Grund wie der, welcher die Individualitätsbestimmung im Pflanzenreich schwieriger macht und zu der Verjüngungstheorie Veranlassung gegeben hat.

Wir haben also die Sexualorgane durch ihre Bestimmung physiologisch definirt, sie morphologisch dagegen nur als Sprossungen bezeichnet, deren Unterschied von den übrigen eben in der Entwicklung der bestimmten Sexualzellen liegt. Ein weiterer Unterschied ist einstweilen nicht aufzufinden, nur noch solche, welche sich aus dem vorher Gesagten von selbst ergeben. Denn da ihnen die eigene Ernährungsfähigkeit abgeht und sie auf den Ueberschuss aus den Vegetationsorganen zur Ausbildung angewiesen sind, so folgt daraus schon, dass die Blüthen keine eigene Wurzeln ausbilden, weil letztere eine in der Regel nothwendige Gliederung des Ernährungssystems sind. Sie setzen sich daher nur aus Caulomen und Phyllomen zusammen, und wenn auch die betreffenden Caulome meistens Verzweigungen der primären Achse, oft von sehr hoher Ordnung zu

sein pflegen, so kann doch auch die primäre Achse einer Phanerogame, einerlei, ob dieselbe selbst durch vegetative oder durch sexuelle Reproduction entstanden ist, selbst das Caulom sein, welches die Sexualorgane hervorbringt. Genauere Auseinandersetzungen über den morphologischen Werth, welchen letztere selbst in Bezug auf die sie producirenden Achsen besitzen, müssen wir auf später versparen, wenn die Morphologie der Blüthe im Einzelnen erörtert wird; es sind sogar Streitfragen mit dabei im Spiele. Aber die in Figur 3 abgebildete Pflanze erlaubt uns auch hier das Wichtigste durch eine einfache Vergleichung zu erkennen: Die obere Region (F) von *Polygonum viviparum* trägt in den Achseln von kleinen Blättern (den Bracteen) gerade so auf kleinen Stielen die Sexualorgane und deren später genauer zu charakterisirende Hüllen, wie die untere Region oberhalb des letzten grossen Laubblattes (B) in den Achseln derselben Bracteen die Bulbillen trägt, welche mit ihren schon an der Mutterpflanze entwickelten kleinen, grünen Blättchen sich als normal beblätterte Caulome, also als Zweige der Hauptachse zu erkennen geben. Der Schluss liegt nahe, dass der morphologische Werth der oberen Sexualgebilde gleichfalls der von beblätterten Caulomen sei, sonst würden sie sich nicht continuirlich über und stellenweise sogar zwischen einander an derselben Abstammungsachse entwickeln können; darnach müssen die seitlichen Ausgliederungen der oberen Sprossungsachsen im morphologischen Werthe denen der unteren entsprechen, also wie diese Blätter sein. Damit stimmt in der That das morphologische Verhalten derselben überein, nur nicht ihre äusserliche Erscheinung. Wir haben aber schon früher gesehen, dass Glieder von morphologisch gleicher Bedeutung dennoch ein sehr verschiedenes Aussehen haben können, wie z. B. die verschiedenen Blattbildungen an der keimenden *Nymphaea* (Fig. 1); wir gaben deswegen den Sprossungen von bestimmter morphologischer Bedeutung und verschiedenem äusseren Habitus einen abstracten, auf keine bestimmte Form hinweisenden Namen und erklärten also die verschiedenen Blattbildungen für Phyllome. Die seitlichen Ausgliederungen der gestielten Sexualgebilde in der Region F von *Polygonum viviparum* werden daher wie die Blätter an den Bulbillen derselben Pflanze Phyllome sein und, da sie äusserlich so sehr von der Erscheinungsform gewöhnlicher Blätter abweichen, so können wir bei ihnen von dem Begriff der Metamorphose Anwendung machen, welcher schon früher zur ausführlichen Besprechung gelangt ist. Die merkwürdige äussere Erscheinungsform jener Sexualgebilde ist nun zwar von wesentlicher Bedeutung für uns, da jede auffallende Verschiedenheit ihrem Werthe entsprechend Nutzanwendungen für die Charakterisirung gestattet; es hat auch unsere Volkssprache diese auffällige Verschiedenheit richtig erkannt und sie dadurch zum Ausdruck gebracht, dass sie einen eigenen Ausdruck: Blüthen, dafür geschaffen hat. Aber morphologisch betrachtet sind nun diese Blüthen für uns zunächst nur besondere Erscheinungsformen (Metamorphosen) von axillär entstandenen oder die Hauptachse oben abschliessenden Caulomen und Phyllomen, welche irgend welche Sexualorgane erzeugen und durch ihre Form den Befruchtungsakt begünstigen, und welche nach Erfüllung ihres Zweckes absterben. Der Zweck ist aber das Hervorbringen einer oder vieler gleichzeitiger Tochterpflanzen, welche sich vom Mutterorganismus loslösen. Diese Tochterpflanzen nennen wir in dem Zustande, wo sie fähig sind, den mütterlichen Organismus zu verlassen und nach längerer oder kürzerer Ruhepause, oft sogleich, ihr eigenes individuelles Leben zu eröffnen, gereifte Samen. Der Reifungsprozess dieser Samen setzte aber einen Zusammenhang

voraus, durch welchen dem noch ungereiften Tochterpflänzchen Nahrung aus der Mutterpflanze zugeführt wurde. Es versteht sich von selbst, dass auf diesen Zusammenhang schon in der Blüthe Bedacht genommen werden muss; die weiblichen Geschlechtszellen liefern ja nach ihrer Befruchtung durch die männlichen die ersten Anfänge zu den späteren sexuell erzeugten Tochterpflänzchen, und so machen die weiblichen Organe der Blüthe und die mit ihnen im engsten Zusammenhange stehenden Theile eine allmähliche Veränderung durch, die schliesslich damit endigt, dass die gereiften Samen entlassen werden können. Den Zustand der Vollendung, den die weiblichen Organe und die durch deren Fortentwicklung mit zum Weiterwachsen veranlassten übrigen Theile der Blüthe annehmen, nennen wir Frucht. Es versteht sich aus dem Gesagten von selbst, dass Blüthe und Frucht höchstens insofern etwas morphologisch im Wesen verschiedenes sein können, als die inzwischen abgestorbenen männlichen Organe zur Zeit der Fruchtreife nicht mehr in Betracht kommen können. Der genetische Zusammenhang zwischen Blüthe und Frucht lässt für die letztere dieselbe morphologische Begriffsbestimmung wie für die erstere eintreten, nur dass in der Frucht durch inzwischen stattgefundene Veränderungen (Auswachsen einzelner und Absterben anderer Theile) die Metamorphose noch weiter gegangen ist. Dass Blüthe und Frucht überhaupt durch die verschiedenen Namen als zwei neben einander bestehende Gestaltungsformen bezeichnet werden, während erstere sich allmählich zu letzterer umbildet, ist nur durch die auffallenden im Reifezustande vollendeten Veränderungen berechtigt; eine scharfe Grenze lässt sich zwischen beiden nur so ziehen, dass man die Blüthe definirt als das Stadium, während dessen der Sexualakt in den betreffenden metamorphosirten Sprossungen stattfindet, die Frucht dagegen als dasjenige Stadium, in dem das oder die Produkte des stattgehabten Sexualaktes die höchste Ausbildung angenommen haben, welcher sie überhaupt an dem sie erzeugenden Organismus fähig sind. Die Zwischenstadien und der genetische Zusammenhang bleiben bei dieser Terminologie unberücksichtigt. Die Naturforschung muss aber, sofern sie sich nicht in eine Sprache einkleidet, von den Namen absehen und das Wesen der mit ihnen belegten Dinge erfassen und das im Zusammenhange sehen, was in der Darstellungsform getrennt erscheint dem Sachverhalt zuwider. —

Allgemeinheit der Blüthenbildung. — Wir haben an die Klassificirung der Sprossungen (Caulome, Rhizicome, Phyllome) die Frage angeknüpft, ob dieselbe in dem ganzen Phanerogamenreich durchzuführen sei, wie das von einer principiellen Grundlage erwartet werden musste. Die Frage wurde verneinend beantwortet, weil die Lebensweise einiger Phanerogamen zu erheblichen Ausnahmen Veranlassung gab, ja die ganze Differenzirung des vegetativen Körpers unterdrücken konnte. Dadurch ist es unmöglich geworden, für die Klasse der Phanerogamen eine einheitliche auf die Vegetationsorgane gestützte Charakterisirung zu entwerfen.

Stellen wir jetzt die Frage nach der Allgemeingültigkeit der für Blüthe und Frucht der Phanerogamen so eben ausgeführten Sätze, so kann diese bejahend beantwortet werden. Alle Phanerogamen zeigen dasselbe Verhalten in Bezug auf ihre geschlechtliche Vermehrung, sobald sich die Untersuchungen darüber auf die angedeuteten Grundzüge erstrecken; im Speciellen zeigt sich auch hier die mannigfaltigste Verschiedenheit, welche eine ausführliche Besprechung der Blüthenmorphologie erfordert. — Es würde aber unrichtig sein, wollte man die Ausnahmslosigkeit der angeführten Sexualitätsform so auffassen, wie ich sie in

der morphologischen Sprachweise so eben dargestellt habe. Denn die Systematik hat auf die sexuelle Reproduction der Pflanzen das Hauptgewicht in der Classificirung gelegt, weil die sexuelle Reproduction das Erblichste und Constanteste, weil von der speciellen Lebensweise am meisten Unabhängige, ist. Alle diejenigen Pflanzen, welche die besprochenen Sexualbildungen und eine Reihe charakteristischer Entwicklungen in denselben, die wir bisher unerörtert gelassen haben und die sich auf die Art und Weise der Befruchtung beziehen, besitzen, hat die Systematik zu der Abtheilung der Phanerogamen vereinigt und die Morphologie hat demnach nur das Gemeinsame dieser ihr fertig gelieferten Gruppe zu abstrahiren.

Zusammenhang zwischen Morphologie und Systematik. — Es kann dieser Fall zur Erläuterung der gemeinsamen Operationen von natürlicher Systematik und Morphologie dienen, wie sie allein der wissenschaftlichen Botanik Gewinn bringen. Um eine grosse natürliche Gruppe von Gewächsen zu characterisiren, hatten schon die ältesten Systematiker den Charakter der Samenproduction und die derselben vorhergehende Blüthenbildung genommen; der Charakter aber konnte in älteren Perioden der Botanik nicht scharf ausgedrückt und seinem Wesen nach erschöpfend gegeben werden, weil der entwicklungsgeschichtliche Hergang in der Bildung von Blüthe und Same unbekannt oder schlecht bekannt war. Die jetzige Morphologie hat diesem Mangel abgeholfen und hat Principien aufgestellt, nach welchen jede Pflanze einer strengen Controle unterworfen werden kann, ob sie den Phanerogamen zuzurechnen sei oder nicht; indem sie also für sich selbst arbeitet, giebt sie der Systematik Kriterien an die Hand, welche dieser vorher unbekannt waren. Auf der anderen Seite aber erhält sie durch die systematischen Arbeiten bei jeder neuen Untersuchung das Arbeitsfeld zugewiesen, auf welchem sie die Richtigkeit und bald mehr, bald weniger allgemeine Gültigkeit der von ihr gewonnenen neuen Resultate prüfen kann und prüfen muss. Das Letztere findet man bei manchen neueren Untersuchungen nicht bedacht, wenn dieselben nämlich in einer specialisirten Aufgabe so weit in das Einzelne gehen, dass die Resultate weit über das Niveau der schon bekannten Einzelnheiten im Bau der verwandten Pflanzen hinausgehen; sobald dann eine Vergleichung nicht mehr möglich ist, stehen die Beobachtungen isolirt da und bekommen erst dann wieder wissenschaftlichen Werth, wenn Controlbeobachtungen ein Urtheil darüber gestatten, was von dem Beobachteten allgemein gültig und was vom specifischen Interesse war. Es soll also die Morphologie die Vergleichung der verwandten Pflanzen eben so wenig aus den Augen verlieren, wie die auf letztere sich stützende Systematik die möglichste Schärfe der morphologischen Begriffe.

Hiermit sind wir soweit in der Abstraction der morphologischen Grundlage vorgeschritten, wie es auf geringe Pflanzenkenntniss gestützt und ohne in die unendliche Mannigfaltigkeit der Formen specieller einzugehen möglich war; es ist nun unsere Aufgabe, die letztere zu berücksichtigen, um nach der Abstraction wieder natürlich zu werden. Der Gang der specielleren Untersuchung wird der sein, dass die Vegetationsorgane (in der früher gegebenen Definition) in ihrer Gegenseitigkeit und gemeinsamen Ausbildung den Ausgangspunkt bilden, der dann die Betrachtung der einzelnen Sprossungsklassen (Stengel, Wurzel und Blatt) folgt; das Kapitel über die Metamorphosen derselben wird dann zeigen, welche Schwierigkeiten sich der natürlich operirenden Morphologie entgegenstellen, wenn sie ihre abstracten Begriffe mit Consequenz durchführen will. Es muss dann die Sexualität in ihrer für die Phanerogamen gültigen Erscheinungs-

weise geschildert werden, um den Kernpunkt der Blüthenbildung zu erfassen; an sie schliesst sich die morphologische Definition der Blüthe und deren allgemeines Verhalten an; es endigt die Blüthenmorphologie mit der speciellen Schilderung der Sexualorgane und ihrer accessorischen Begleiter und auch da werden uns zwischendurch Schwierigkeiten entgegentreten, dadurch hervorgerufen, dass die Natur sich nicht mit der consequenten Durchführung der anerkannten morphologischen Begriffe überall vereinigen lassen will.

II. Abschnitt.

Die Morphologie der Vegetationsorgane.

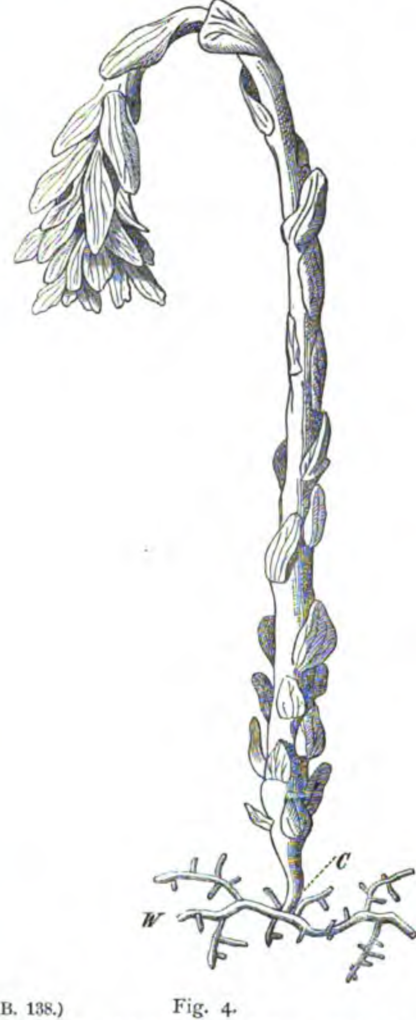
Kapitel 1.

Allgemeine Anordnung der Sprossungen.

Vorrang der Caulome. Fast an allen Phanerogamen tritt zu jeder Zeit die Bildung der Caulome, sie mögen eine specifische Gestalt haben, welche sie wollen, als das Maassgebende in der ganzen Gestalt auf. Die Dicke, die Streckung, die Lebensdauer, der Reichthum an Zweigen und deren Ansatz an den Abstammungsachsen ist meistentheils das Auffallendste und Charakteristischste in den vegetativen Sprossungen; sogar die im Typus so gleichförmig gebauten Stämme der Laubbäume zeigen im unbelaubten Zustande allein in der Gestaltung der Caulome Unterschiede, welche die Art mit einer gewissen Sicherheit darnach zu bestimmen gestatten. Begründen lässt sich dieser Vorrang der Caulome dadurch, dass sie schon in der jugendlichsten Pflanze die erste Stelle behaupten als die zuerst angelegte Hauptachse, und dass sie dort wie später in der Regel Wurzeln und Blätter aus ihren localisirten Meristemen ausgliedern. Von den Blättern versteht sich dies aus der einfachsten Anschauung; aber in der Entwicklungsgeschichte des Embryo zeigt sich auch von der Hauptwurzel, dass dieselbe nicht eine continuirliche Fortsetzung des Stengels, sondern eine innere, aber axile Aussprossung desselben ist, und die adventiven Wurzeln entspringen um so deutlicher aus den Caulomen. Wenn sich auf natürliche oder künstliche Weise in einem proliferirenden Blatte (wie bei *Drosera*, *Bryophyllum*, *Peperomia*, *Begonia*, s. oben S.594) ein Meristem bildet zu einer vegetativen Reproduction derselben Pflanze, so bildet sich für die junge Pflanze selbst zunächst das Caulom, welches simultan mit seiner Entstehung nach oben Blätter ausgliedert und später adventive Wurzeln austreibt. Wenn *Neottia Nidus avis* und *Anthurium longifolium* eine Wurzelspitze in eine neue Pflanze verwandeln [vergl. oben], so bekommt dieselbe den Caulomcharakter durch Abwerfen der Wurzelhaube und Ausgliederung von jungen Blättern aus der umgewandelten Spitze. Sehen wir ab von jenen vegetativ den übrigen Phanerogamen so fern stehenden Parasiten, den oben erwähnten Rafflesiaceen und Balanophoraceen nnd ähnlichen, so sind die Fälle äusserst selten, wo nicht zu jeder Zeit ein wohl gegliedertes und äusserlich durch Phyllome wenigstens in Andeutungen normal charakterisirtes Caulom einen integrirenden Bestandtheil, oft den bedeutendsten der ganzen vorhandenen Pflanze ausmachte.

Adventive Caulome. Aber es kommen auch von dieser strengen Gesetz-

mässigkeit, welche die Caulome als die nie fehlende und daher erste, die übrigen Sprossungen bestimmende Rangklasse hinstellt, Ausnahmen vor. Figur 4 stellt eine solche Pflanze dar, bei welcher vielmehr die verzweigte Wurzel als die dauernde, den Caulomen allein ihren Ursprung verleihende und deswegen ihnen übergeordnete Sprossung zu betrachten ist; bei *Monotropa* lässt ein sehr reich verästeltes, aus glasigem Zellgewebe bestehendes Wurzelsystem stellenweise adventive Caulome aus sich hervorgehen, welche im Spätsommer und Herbst des einen Jahres angelegt im Sommer des nächsten Jahres zur Blüthe gelangen und normal beblättert sind, wiewol die Blätter nur in Gestalt von bleichen Schuppen erscheinen; der dünne Ansatz der Blüthenstengel, mit welchem dieselben den Wurzeln ansitzen, geht aus dieser eigenthümlichen Entstehungsart hervor, welche von SCHACHT [Beiträge zur Anatomie und Physiologie d. Gewächse, pag. 54—63 und Taf. V.] und von mir selbst in einer früheren Arbeit [Biologie von Monotropa Hypopitys, L., und Neottia Nidus avis, L., pag. 46, 47] geschildert und durch anatomische Figuren erläutert ist. Auch hier haben wir die merkwürdige Thatsache, dass diese morphologisch-abnorme Pflanze sich ebenso durch abnorme physiologische Lebensweise auszeichnet; sie ist Parasit oder Saprophyt, und ihr Ernährungsorgan ist die Wurzel; schon die Keimpflanzen scheinen aus dem Samen nur letztere hervorgehen zu lassen (durch Unterdrückung der Caulomanlage), obgleich Genaues über deren Entwicklung noch nicht bekannt ist. So lange diese Pflanze nur vegetativ sich gliedert, bedarf sie keiner Sprossungen als der bei ihr alle Functionen erfüllenden Wurzel; erst der unerlässliche Sexualakt veranlasst die Bildung adventiver Caulome mit Blättern und Blüthen, welche nicht nur nichts zur Ernährung beitragen, sondern im Gegentheil grosse Massen Nahrung aus den Wurzelreservoiren verzehren; sobald die Samen gereift sind, werden die adventiven, nun unnütz gewordenen Stengel abgeworfen und die betreffenden Wurzeltheile bleiben allein erhalten. Wir können nun zwar dafür zunächst noch keinen zwingenden Grund finden, weshalb *Monotropa* nicht auch wie manche andere Phanerogamen von ähnlicher Lebensweise (z. B. *Corallorhiza*, s. REINKE, Niederrhein. Gesellsch. für Natur- und Heilkunde in Bonn, 17. Febr. 1873, und Flora 1873) diese ihre Functionen durch ein unterirdisches Caulom



(B. 138.) Fig. 4.

Monotropa Hypopitys, L. Blüthen-entwickelnder Stengel im Sommer, mit dünner Basis (C) endogen aus einer reich verzweigten Wurzel (W) gebildet; natürl. Grösse.

erfüllt, dessen oberirdische normale Verzweigungen dann die Blüthenstengel bilden könnten; allein dass diese morphologische Ausnahme nur bei einer physiologisch abnorm lebenden Pflanze eintreten kann, das verstehen wir sofort, und daher wird auch hier sogleich das übermächtige Walten der mit den einfachsten Mitteln sich begnügenden Lebensökonomie im Haushalt der Pflanzen klar, und wir dürfen uns nicht wundern, wenn dieselbe immer auf's Neue erhebliche Ausnahmen in die morphologischen Gesetze hineinbringt.

Auch diese Ausnahme steht natürlich nicht vereinzelt da, wenngleich wol nur wenige Pflanzen die individuelle Lebenserhaltung so sehr in die Wurzel legen und die Caulome nur adventiv austreiben lassen. Die Zahl solcher Pflanzen, welche neben ihrer normalen Wachsthums- und Verzweigungsweise der beblätterten Achsen solche nebensächlich zur vegetativen Vermehrung auch als Adventivbildungen der Wurzeln produciren, ist nicht unbeträchtlich. Es ist neuerdings von Warming [Om Knopdannelse paa Rödder; Botanisk Tidsskrift, III. Serie, Bd. 2, pag. 53—63; 1877] ein Verzeichniss darüber aufgestellt, aus dem hervorgeht, dass namentlich die Holzgewächse der Dicotyledonen zahlreich solche Wurzelausschläge treiben, wie das aus dem anatomischen Bau verholzender Wurzeln sich erwarten liess; die Entstehung der »Wurzelbrut« ist von Hartig [Anatomie und Physiologie der Holzpflanzen, 1878; pag. 246 sqq.] geschildert. Aber auch die Zahl der krautartigen Gewächse mit adventiven Knospenbildungen an Wurzeln ist nicht gering, und bei vielen scheint diese Bildung mit grosser Regelmässigkeit stets einzutreten. So lieferte namentlich *Scilla Hughii* [abgebildet durch Warming, l. c. pag. 61, Fig. 1] ein sehr schönes Beispiel dafür, und die an den langgestreckten Wurzeln sich bildenden Zwiebelchen, die sich alsbald selbständig bewurzeln, entsprechen in ihrem physiologischen Effect durchaus der oben geschilderten vegetativen Reproduction von *Polygonum viviparum* durch axilläre Zwiebelchen, wenngleich der Ursprungsort ein sehr verschiedener ist. Man wird durch die zahlreichen Ausnahmen, welche in der Neuzeit immer mehr an das Licht gefördert werden, veranlasst, die topologische Morphologie als eine unnatürliche und von der Wissenschaft selbst gebildete Bezeichnungsweise stets mehr zu verlassen und in der physiologisch-mechanischen Richtung den sicheren Fortschritt der Wissenschaft als in dem wahren Ausdruck der Natur zu suchen. — Um übrigens auf die grosse Zahl von Phanerogamen zurückzukommen, deren Wurzeln adventive Stengelknospen bilden, so sei bemerkt, dass Magnus das erwähnte Verzeichniss der krautartigen Pflanzen noch vermehrt hat [Sitzungsber. des botan. Vereins d. Prov. Brandenburg, 26. Apr. 1878]. Namentlich wird auch *Scabiosa ochroleuca* als eine Pflanze erwähnt, welche an ihrer Pfahlwurzel häufig adventive Stengelknospen bildet, vermittelst deren die Pflanze oft überwintert; sie brechen aus ihr in von oben nach unten fortschreitender Folge hervor, die obersten bilden sich zu oberirdisch überwinternden Blattrosetten aus, während die untersten in ihrem unentwickelten Zustande stecken bleiben.

Wachsthum der Wurzeln. Diese Ausnahmen beeinträchtigen also die vorhin aufgestellte Regel, dass die Caulome es sind, welche zuerst die Hauptwurzel, dann aber sehr häufig noch eine unbestimmte Anzahl adventiver, die Hauptwurzel in ihren Functionen ergänzender oder ersetzender Adventivwurzeln ausgliedern. Die Zahl der letzteren und überhaupt ihr Hervortreten aus Theilen der Achse, welche im embryonalen Zustande noch keine Wurzelanlagen zeigten, wird in erster Linie durch die Wachsthumsfähigkeit der Hauptwurzel bedingt. Dieselbe ist bei sehr vielen Dicotyledonen befähigt, nicht nur reiche eigene Verzweigungen

bilden, sondern auch durch secundäres Dickenwachsthum (s. die vergleichende Anatomie) mit den Erfordernissen des sich regelmässig verdickenden Stengels gleichen Schritt zu halten; dadurch fällt dann die Nothwendigkeit adventiver Wurzelbildungen fort, und so besitzen namentlich die Laubbäume der genannten Klasse ein starkes, aus den normalen Verzweigungen der Hauptwurzel hervorgegangenes Wurzelsystem, und ebenso die Nadelhölzer; die Hauptachse der Wurzel wird alsdann Pfahlwurzel (Radix pal earia) genannt, welche Wurzeläste, -zweige und -zasern ausbildet. Dagegen fehlt den Monocotyledonen und einer grossen Zahl von nicht zu Bäumen heranwachsenden Dicotyledonen das kräftige Weiterwachsen der Hauptwurzel; dieselbe kann sich nicht zu einer Pfahlwurzel heranbilden, und in der Regel sind auch ihre erstgebildeten Aeste nicht im Stande, durch eigenes kräftiges Weiterwachsen und reichere Verzweigung dieselbe zu ersetzen. Dann muss der Hauptstengel oder dessen Aeste durch Bildung adventiver Wurzeln aushelfen; dieselben haben oft schon kurz nach der Keimung der jugendlichen Phanerogame ein sehr intensives Wachsthum, und so kann man auch schon an der in Fig. 1 abgebildeten *Nymphaea* das Ueberwiegen des Wachsthums der Adventivwurzeln (RA), verglichen mit der Hauptwurzel (R) auffällig bemerken. Dieselben entstehen dem oben Gesagten entsprechend endogen, haben aber mit der Hauptwurzel alle Eigenschaften gemeinsam bis auf die derselben zukommende Fähigkeit, durch kräftiges Dickenwachsthum und reiche Verzweigung die Wurzelfunctionen auf eine einzige Rhizicom-Hauptachse zu concentriren; wo adventive Wurzeln sich überhaupt bilden, entstehen sie auch in Mehrzahl, und sind in der Regel nur für eine kurze Lebensdauer bestimmt, werden durch jüngere ersetzt, wie die ältesten einst zum Ersatz der Hauptwurzel bestimmt waren. — Wo Wurzeln Caulome durchbrechen — so also auch bei der endogenen Anlage der Hauptwurzel im Samen — lassen sie äusserlich einen ringartigen Wulst an der Durchbruchsstelle entstehen; man nennt diesen die Wurzelscheide (Coleorrhiza); an Adventivwurzeln fehlt dieselbe nicht, an der Hauptwurzel sollte sie auch nicht fehlen, ist aber sehr oft nicht deutlich erkennbar und durch allmähliche Ausstreckung des Stengels verwischt. Am deutlichsten pflegt sie bei keimenden Monocotyledonen, z. B. bei den Gramineen und Palmen sich zu erkennen zu geben, und dies gab A. RICHARD [l. c. pag. 160—163, *de l'embryon;* und an anderen Orten] Veranlassung, auf diesen Charakter eine Trennung zwischen Exorhizen (entsprechend unseren Dicotyledonen) und Endorhizen (entsprechend unseren Monocotyledonen) zu versuchen. Die genauere Untersuchung der Entwicklungsgeschichte der Hauptwurzel bei beiden hat zwar die Schärfe des Charakters verwischt, doch besteht bei der Mehrzahl der die beiden Klassen constituirenden Pflanzen eine Verschiedenheit der äusseren Erscheinung und liefert daher der Systematik einen sogen. typischen Charakter.[1])

Die Verzweigung der Wurzeln geht in ziemlich freier Weise vor sich und hat durchaus nicht jene Regelmässigkeit in der Anordnung der Sprossungen, wie sie die Stengel zeigen; nur ganz im allgemeinen lässt sich feststellen, dass die jüngsten Verzweigungen der Spitze der Abstammungsachse zunächst sich ausgliedern, dass die weiter von der Spitze entfernten ihr grösseres Alter durch bedeutendere Dimensionen und durch eigene Ausgliederung anzeigen; aber sehr

[1]) Man benennt so diejenigen Charaktere, welche zu viele einzelne Ausnahmen zeigen, als dass ihre strenge Anwendung zur Classificirung und zu Kriterien ersten Ranges erlaubt wäre.

vielfach brechen zwischen schon gebildeten Wurzelverzweigungen jüngere neu hervor, und wenn man diese nicht als adventiv bezeichnen will, was zwischen den durchaus gleichen älteren Verzweigungen mindestens gezwungen erscheint, so thut man am besten, die Verzweigungsfolge aus den Wurzeln als überhaupt nicht morphologisch streng geregelt, sondern mehr von physiologischen Bedürfnissen und Zufälligkeiten abhängig anzunehmen. Dass in der Architektonik der Wurzeln in der That das Element, in dem ihre Ausgliederung und Verdickung stattfindet, eine beachtenswerthe Rolle spielt, geht daraus hervor, dass in Nährstofflösungen gezogene Pflanzen mit frei in der Flüssigkeit hängenden Wurzeln eine viel regelmässigere Verzweigungsart, die jüngsten Sprossungen der Spitze zunächst, aufweisen. Ebenso zeigen schwimmende Wasserpflanzen oft eine sehr regelmässige Wurzelverzweigung, z. B. die in den Aquarien der botanischen Gärten überall cultivirte *Pistia*. Diese Sprossungsweise ist dann, ebenso wie die Anlage von Phyllomen an Caulomen, acropetal.

Anlage von Wurzeln aus intercalaren Vegetationspunkten. — Wenn wir alle diejenigen Wurzeln als adventiv bezeichnen wollen, welche nicht von der primären Hauptwurzel abstammen, sondern erst nach der Keimung aus dem Stengel ausgegliedert werden, so ist dadurch zwar eine scharfe Definition gegeben, allein sie kann deshalb noch nicht befriedigen, weil der Stengel in sehr verschiedener Weise Wurzeln ausgliedern kann, so dass dann derselbe Ausdruck sehr verschiedene äussere Erscheinungsformen bezeichnen würde. HOFMEISTER [l. c. pag. 421] erklärt solche Achsen für adventiv, welche an Theilen des Pflanzenkörpers sich bilden, die schon aus dem Zustande der Vegetationspunkte herausgetreten sind und sich zu Dauergeweben umbilden oder gar umgebildet haben. Hiernach würde die Definition adventiver Wurzeln zwar durchaus anders motivirt, aber im Thatbestande fast durchaus mit der soeben gegebenen übereinstimmend sein, da der Stengel nicht am Vegetationspunkte, sondern erst tiefer und oft erst in schon seit sehr langer Zeit in Dauergewebe übergegangenen Stellen Wurzeln auszugliedern pflegt. SACHS [l. c. pag. 174] bezeichnet die Sprossbildung als normal, welche aus dem Vegetationspunkt kommend durch ihre regelmässige Wiederholung in bestimmten Punkten der fortwachsenden Achse für die Architektonik der Pflanze maassgebend ist und stellt dazu in Gegensatz die adventive als diejenige, die an älteren Theilen des Achsengebildes entfernt vom Scheitel und ohne bestimmte Ordnung erfolgt. Ich halte die »bestimmte

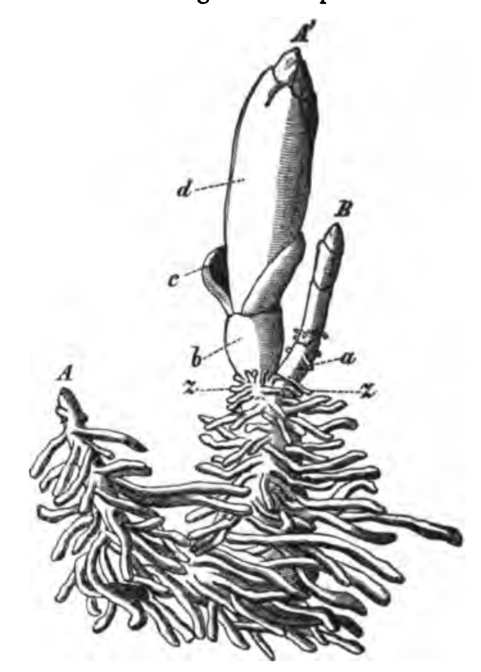


Fig. 5. (B. 139.)

Neottia Nidus avis, LINNÉ. Ganze Pflanze in der Winterruhe, in natürlicher Grösse. A A[1] Hauptachse; A[1] der Vegetationspunkt (von den Blättern umschlossen); A' der ältere absterbende Theil. ZZ die Zone der neu austretenden Wurzeln, a unterstes deutliches Blatt mit axillärem Spross, b, c, d die darauf folgenden Niederblätter. B der axilläre Spross von a.

Ordnung« für wichtiger als die Frage, ob der Entstehungsort gerade der eigentliche Vegetationspunkt (d. h. der an der Spitze liegende) ist oder nicht; denn beide Bedingungen fallen in vielen Fällen nicht zusammen. Darnach erkläre ich auch solche Wurzeln für nicht adventiv, sondern für normal entsprossen, welche an erzeugungsfähigen Punkten der fortwachsenden Achse in bestimmter Reihenfolge erscheinen, und also intercalaren Vegetationspunkten entspringen.

Die umstehende Figur kann dafür als Beispiel dienen. Die unterirdische Achse [Rhizom genannt] der bekannten Orchidee *Neottia* ist von ihrem älteren Ende (A) an bis zu einer Zone (ZZ) hin, über welcher die Blätter grösser werden und die Blüthen des nächsten Jahres einhüllen, mit einer dichten Aufeinanderfolge unverzweigter Wurzeln continuirlich bedeckt; dieselben sind beim Wachsthum dieser unterirdischen Achse, aber immer fern vom Vegetationspunkt entstanden, und zwar immer ein beträchtliches Stück hinter der Achsenspitze her sich in derselben Richtung weiter entwickelnd, so dass an der Zone ZZ selbst die jüngsten Wurzeln soeben hervortreten. Auch schon an dem Seitenspross der Abstammungsachse AA^1, nämlich an der Achse B, treten in den untersten Partien die jüngsten Wurzeln seitlich hervor und andere werden nach oben hin folgen, wenn diese Seitenachse im Verlängern begriffen ist, werden also hinter dem fortwachsenden Vegetationspunkt ein beträchtliches Stück zurückbleibend sich nach oben zu weiter entwickeln. Der eingeschobene intercalare Vegetationspunkt bleibt also eine bestimmte Länge vom terminalen Vegetationspunkt entfernt und ist dort seitlich ausgliedernd thätig. Das Produkt seiner Thätigkeit spielt in der Architektonik der Pflanze eine bestimmte Rolle und bildet einen wesentlichen Charakterzug derselben; man bemerkt auch kein Einschieben jüngerer Wurzeln zwischen schon vorhandene ältere. Diese Wurzeln habe ich daher schon früher [Biologie von *Monotropa* und *Neottia*, pag. 9] als Seitenwurzeln unterschieden und halte es für passend, durch einen Zusatz anzugeben, aus was für einer Art von Achse sie hervorbrechen. Sie würden daher in diesem Falle Rhizomseitenwurzeln sein; wenn sie dagegen, wie z. B. bei *Acanthorrhiza, Iriartea* und anderen Palmen, aus einem Holzstamme hervorbrechen, Stammseitenwurzeln.

Durch Anwendung dieses Terminus wird allerdings die Zahl der wirklich adventiven Wurzeln sehr gering werden, fast eben so gering wie die adventiver Caulome. Denn bei genauer Betrachtung der Gewächse, welche seitliche Wurzeln aus Caulomen ausgliedern, wird man fast immer etwas Aehnliches finden, wie ich es bei *Neottia* als an einem ganz besonders deutlichen Beispiele geschildert habe, nämlich dass die Bildung dieser Wurzeln nur in ganz bestimmten Achsenstücken stattfindet, in solchen, die ein bestimmtes Alter erreicht und ihr Wachsthum bis auf die fehlende Wurzelbildung eingestellt haben; auch wird man ein regelloses Hervorbrechen der Wurzeln, gleichzeitig an verschiedenen und ungleichwerthigen Regionen der Caulome, viel seltener finden als das Innehalten der bestimmten Reihenfolge. Es soll aber durch den neuen Ausdruck zum Unterschiede von Adventivbildungen der Wurzel bezweckt werden, dass in dieser Bildung eine feste Regel anerkannt wird, welche wirklich vorhanden ist. Leider giebt es fragliche Fälle, in denen die Bestimmung schwierig ist, ob man es mit Seitenwurzeln oder Adventivwurzeln zu thun hat; diese Uebergänge dürfen aber die Feststellung bestimmter Ausdrucksweisen nicht stören, da man sie überall findet. —

Ausgliederung der Phyllome. — Die Anlegung und Ausbildung der Blätter an den Caulomen ist eine viel regelmässigere; schon oben wurde hervorgehoben, dass an den rein vegetativen Organen adventive Phyllome fehlen, und ebenso regelmässig wie das erste Hervortreten aus der Achse ist auch das zeitliche Ausbilden der Blätter an eben der Stelle: alle halten genau die Reihenfolge inne,

so dass sich das jüngste der Caulomspitze, zu der es gehört, am nächsten bildet und mit seiner Ausbildung später fertig wird als alle älteren, welche von der Caulomspitze entfernt schon vorher aufgetreten waren. Diese streng geregelte Reihenfolge in Anlage und Wachsthum wird, wie schon oben erwähnt wurde, als acropetale Entwicklung bezeichnet und sie gehört zu den Charakteren echter und vegetativer Blätter. Durch sie bekommt die Architektonik des einzelnen Zweiges und durch sie die der ganzen Pflanze jene charakteristische Gleichförmigkeit, welche jeder Art ihren eigenen Charakter aufprägt, denn die auf einander folgenden Blätter halten gleiche Intervalle inne und erscheinen dieser Regelmässigkeit entsprechend an bestimmten und vorher aus den schon vorhandenen Blättern bestimmbaren Stellen. Für diese Stellen können nur zwei Grössen maassgebend sein, da die Blätter alle darauf angewiesen sind, auf der Oberfläche ihrer Abstammungsachse festzusitzen: einmal kann der Höhenabstand, um welchen jedes jüngere Blatt über jedem älteren steht, eine bestimmte Grösse haben, und zweitens ist die Richtung der Mittellinie jedes jüngeren Blattes von der Richtung der Mittellinie des nächst älteren um einen bestimmten Winkel verschieden.

Hierdurch ist die Stellung jedes Blattes und das Aussehen jedes Zweiges, so weit es von der Zahl und Richtungsverschiedenheit der ihn bekleidenden Blätter abhängt, bestimmt. Die acropetale Entwicklung derselben bedingt eine strenge Gesetzmässigkeit in der vollendeten Blattstellung, welche sich am Vegetationspunkt herausbildet, und man bezeichnet diesen Theil der Morphologie als Phyllotaxis.

Vorher ist aber noch Folgendes zu bemerken: An jeder blatttragenden Stelle der Abstammungsachse entwickelt sich nur ein einziges Blatt, und man nennt diese, oft durch eine äussere Verdickung und stets durch eine anatomische Besonderheit ausgezeichnete Stelle derselben einen Knoten (Nodus). Das einzige Blatt kann von einem Paar ihm ähnlicher Phyllome begleitet sein, deren eines rechts und das andere links in genau gleichen Abständen von seiner Mittellinie entspringt; diese paarigen Begleiter des Hauptblattes heissen Nebenblätter (Stipulae, vergl. Fig. 15), und so wichtig dieselben nicht selten für die eintheilende Systematik sind, so wenig Wichtigkeit besitzen sie in der Phyllotaxis, da sie in ihrer Stellung sich durchaus nach der des Hauptblattes richten und deswegen hier gar keine Berücksichtigung beanspruchen. Der Stengel wird durch die Ansätze der Blätter in verschiedene Etagen zerlegt, welche man erhält, wenn man durch jeden Nodus eine Horizontalebene (die Stengelachse vertical gedacht) hindurch legt: diese blattfreien Zwischenstücke des Stengels heissen seine Internodien. Die blatttragenden Stellen dagegen werden als seine Insertionsstellen bezeichnet; an ihnen sind die Blätter inserirt. —

Gesetze der Phyllotaxis. — Die Beblätterung des Stengels giebt sich nun verschieden zu erkennen, je nachdem man dieselbe auf eine verticale oder auf eine horizontale Ebene projicirt; bei der Verticalprojection werden die Internodien in ihren Längenverhältnissen zur Geltung kommen, und die oberflächlichste Beobachtung lehrt, dass diese Längenverhältnisse an der wachsenden Pflanze variable Grössen sind, welche von der ersten Bildung eines neuen Internodiums bis zu einem gewissen Alter hin zunehmen und dann erst unverändert bleiben; die letzteren, die ausgewachsenen Internodien, pflegen zwar unter sich ziemlich in den Längsdimensionen übereinzustimmen, aber niemals genau, und es lässt sich leicht erkennen, dass diese Länge ausser von der specifischen

Wachsthumsthätigkeit der Pflanze in sehr hohem Grade von dem Einflusse physikalischer Faktoren abhängt. Nur in einem Punkte herrscht eine constante und durchgreifende Verschiedenheit: bei einer grösseren Zahl von Phanerogamen trifft die durch einen Blattknoten gelegte Horizontalebene auf ihrer Schnittfläche rings um den Stengel kein zweites Blatt, weil alle übrigen deutlich höher oder tiefer stehen; bei einer kleineren Zahl trifft die durch eine Blattinsertion gelegte Ebene entweder ein diesem Blatte genau gegenüberstehendes Blatt (vergl. Fig. 14), oder sogar gleichzeitig drei und mehrere Blätter; in diesem letzteren Falle coïncidiren also die Insertionsebenen von zwei oder mehreren Blättern miteinander und bilden eine gemeinschaftliche.

Die weiteren Gesetze der Phyllotaxis können nun aber erst durch die Horizontalprojection der Blätter gewonnen werden. Bei dieser denkt man sich als Beobachter in die verlängerte, Blätter producirende Achse hinein und betrachtet die Anordnung der Blätter rings im Raume um die Achse herum, ohne auf die Internodienlänge zu achten; es treten da also vorzugsweise die Winkel hervor, unter denen sich die Mittellinien der einander zunächst stehenden und aufeinander folgenden Blätter schneiden. Sollen die Blätter in dieser Horizontalprojection wirklich auf Papier graphisch aufgetragen werden, so tritt hier die allgemein zur Verwendung kommende Methode auf, die Achse in den Mittelpunkt ebenso vieler concentrischer Kreise zu zeichnen, als Blattinsertionsebenen an derselben entwickelt sind (oder als dargestellt werden sollen); die innersten, der Achse zunächst liegenden Kreise dienen dann zur Eintragung der höchsten Blätter, die äussersten Kreise zu der der tiefsten und ältesten. Es wird also bei dieser Horizontalprojection von aussen nach innen gezeichnet, was am Stengel selbst von unten nach oben aufeinander folgt. Diese Horizontalprojection ergänzt sich mit der Verticalprojection so, dass beide zusammen den genauesten Aufschluss über alle Anordnungen seitlicher Sprossungen geben und durch die Klarheit der Darstellung die besten und natürlichsten Zeichnungen weit übertreffen (s. Figur 6 und 7). —

Rectiseriirte Blätter. — In Horizontalprojection gebracht müssen nun die vorhin unterschiedenen zwei Hauptfälle, wo nämlich entweder nur je ein Blatt auf einer Insertionsebene, oder zwei bis mehrere lagen, sich so unterscheiden, dass im ersteren Falle auf jedem concentrisch um die Achse gelegten Kreise nur je ein Blatt gezeichnet wird, im letzteren zwei oder mehrere. Beachten wir nun die Winkeldifferenzen aller Blätter und zwar zunächst bei denen, welche zu mehreren einer und derselben Insertionsebene angehören, so finden wir, dass sich die auf einer Durchschnittsebene stehenden Blätter möglichst genau in den ganzen Stengelquerschnitt an der betreffenden Stelle theilen, indem sie gleiche Winkel unter einander bilden und dabei das Bestreben zeigen, möglichst weit von einander zu divergiren. Zwei Blätter auf demselben Insertionskreise bilden daher mit ihren Mittellinien einen Winkel von 180°, oder anders ausgedrückt, sie stehen sich genau einander gegenüber [Folia opposita opponirte, gegenständige Blätter]. Stehen mehr als zwei Blätter auf demselben Insertionskreise, so nennt die descriptive Morphologie dieselben gequirlt, [Folia verticillata], ohne in der Regel die Zahl derselben genauer anzugeben; nach letzterer richtet sich aber die Winkeldivergenz, indem die Mittellinien aller Blätter bei je drei vorhandenen jedes Mal einen Winkel von 120°, bei vier vorhandenen von 90°, bei sechs von 60° u. s. w. bilden. Die Blätter vertheilen sich also möglichst gleichmässig im Raume, und dieses Princip zeigt sich auch

durchschlagend beim Vergleich mehrerer über einander liegender, mit je zwei oder mehr Blättern besetzter Insertionskreise. Es stellt sich nämlich alsdann jeder höhere Kreis mit seiner gleichen Zahl von Blättern jedes Mal in die grössten Lücken, welche der untere Kreis freigelassen hat. Bei opponirten (gegenständigen) Blättern, deren Mittellinie einen gestreckten Winkel mit einander bilden, ist die grösste Lücke jedenfalls in den Richtungen offen gelassen, welche mit jedem Schenkel des vorigen Winkels in der Horizontalprojection einen rechten Winkel bilden und sich also mit der ersten geraden Linie geradlinig und rechtwinkelig durchkreuzen; thatsächlich stehen daher die beiden höheren Blätter rechtwinkelig zu der Richtung der beiden tieferen, und indem sich dieses Spiel stets wiederholt, entwickelt der dritte Blattkreis schon zwei Blätter, welche genau über die Blätter des ersten Insertionskreises fallen, da sie sich selbst mit dem zweiten Kreise gleichfalls rechtwinkelig kreuzen müssen. So entsteht jene gewöhnliche Erscheinung gekreuzter Blätter [Folia opposita decussata, die Normalstellung für gegenständige Blattpaare. Es ist dabei nun noch zu bemerken, dass die Opposition derselben gewöhnlich keine mathematisch genaue zu sein pflegt, sondern je ein Blatt des Paares steht meistens ein wenig höher, das gegenständige ein wenig tiefer; dieselbe Erscheinung wiederholt sich an allen entsprechenden Blättern desselben Sprosses, so lange derselbe in der einmal eingeschlagenen Wachsthumsweise fortfährt, und auch die sich mit dem als Ausgangspunkt gewählten (untersten) Blattpaare kreuzenden Paare stehen nicht auf völlig gleicher Höhe inserirt, sondern in einer gleichsinnigen Weise ebenfalls etwas verschoben, so dass sich die sich kreuzenden Paare auch betrachten lassen als Combination aus zwei den Stengel in derselben Richtung umlaufenden Spirallinien, welche an jedem Blattknoten je ein von dem unteren Blatte um 90° entferntes neues Blatt treffen. An diese Anschauung hat die Spiraltheorie angeknüpft, um die ihr nothwendigen Spirallinien auch in diesen ersten Hauptfall hineinzubringen. Diese Anschauung ist jetzt nicht mehr haltbar; und da sich die eben von der gekreuzten Blattstellung angegebenen Verhältnisse auch in gleicher Weise an den gequirlten Blättern wieder finden, wo gleichfalls jeder höhere Quirl sich in die grössten Lücken des zunächst unter ihm stehenden Blattquirls zu stellen strebt, so kennzeichnet sich dieser erste Hauptfall allgemein dadurch, dass der Stengel doppelt so viele, aus genau über einander stehenden Blättern gebildete gerade Blattzeilen [Orthostichen] an sich trägt, als Blätter in jedem Insertionskreise zusammen stehen; die Zahl der Orthostichen ist also für die decussirte Stellung opponirter Blätter 4, für die zu dreien gequirlte und decussirte Stellung 6, u. s. w. Solche Blätter heissen geradzeilig gestellt, Folia rectiseriata.

Es seien zunächst einige Beispiele aus der lebenden Pflanzenwelt erwähnt, welche für die geschilderte decussirte und gequirlte Blattstellung passende Beispiele liefern. Es sind mit Absicht im Texte solche Figuren zur Erklärung des Gesagten vermieden, für welche der Leser sich leicht das Material verschaffen und an ihm sich in die Verhältnisse viel leichter hineindenken kann, als es durch eine einzige Abbildung möglich wäre. Es sei hier überhaupt auch für alle kommenden Fälle bemerkt, dass die morphologischen Lehrsätze für solche, die ihnen fremder gegenüberstehen, nur dann Interesse bekommen können, wenn sie durch Beobachtungen an den Pflanzen selbst, durch Controliren und Nachuntersuchen Leben und festen Boden bekommen.

Die opponirt-decussirten Blätter sind charakteristisch für eine grosse Reihe von Gewächsen, finden sich so gut wie ausnahmslos in gewissen Familien; so bei den Myrtaceen, für die die gewöhnliche Myrthe als Beispiel dienen kann; die durch den Flieder *(Sambu-*

cus), die Gattungen *Lonicera* und *Viburnum* charakterisirten Caprifoliaceen, und deren Verwandte; die Valerianaceen und die tropischen Repräsentanten der Rubiaceen liefern ausserdem zahlreiche Beispiele dafür; von einheimischen Bäumen kann die Esche *(Fraxinus exselsior)* als ausgezeichnetes Beobachtungsobject empfohlen werden.

Die Zahl der Beispiele für gequirlte Blätter ist eine ungleich geringere; zwar scheinen die in der europäischen Flora gemeinen Repräsentanten aus der schon oben genannten Familie der Rubiaceen dafür dienen zu können, nämlich der bekannte Waldmeister *(Asperula odorata)* und die Arten der Gattung *Galium*, allein das eigenthümliche Verhalten dieser Blattquirle ist unter der Blattmorphologie specieller zu betrachten. Ausgezeichnete Quirle zeigen einige Wasserpflanzen wie die Gattungen *Ceratophyllum* und *Myriophyllum*, der diesen verwandte Tannenwedel *(Hippuris vulgaris)* und einige andere; auch unter den Monocotyledonen kommen gequirlte Blätter vor, wie namentlich der Viererquirl bei der Einbeere *(Paris quadrifolia)* und bei *Convallaria verticillata*. Bei letzterer ist aber die Quirlbildung deswegen viel complicirter zu erörtern, weil sich meistens die Gliederzahl in jedem einzelnen Quirl von unten nach oben vermehrt und sonstige Unregelmässigkeiten zeigt. Durch eine ähnliche Unregelmässigkeit kann auch der Fall eintreten, dass aus der Stellung der *Folia opposita decussata* nach oben hin am Stengel Dreierquirle hervorkommen, wie z. B. bei Sprossen der alpinen *Valeriana tripteris*, die aber noch häufiger die normale Blattstellung bis oben hin unverändert beibehält.

Curviseriirte Blätter. — Wir gehen nun zur Betrachtung der Blattstellungen über, bei denen jede durch eine beliebige Blattinsertion gelegte Durchschnittsebene des Stengels rings nur die freie Stengeloberfläche durchschneidet, aber kein zweites Blatt mehr trifft. Die vorige Stellung kennzeichnete sich durch die bestimmte Zahl der Orthostichen, welche in den Fällen wenigstens, wo jeder Cyclus nur wenige (2—4) Blätter producirte, sogleich auffällig hervortraten und mit der Zahl der in dem Cyclus vorhandenen Blätter im proportionalen Verhältnisse stand. Es fragt sich, ob man nicht dieselben Orthostichen auch in diesem zweiten Hauptfalle bemerken kann. In der That liefert jeder nach oben Blüthen entwickelnde Grashalm in seiner vegetativen Region das einfachste Beispiel dafür, indem seine Blätter genau in zwei Zeilen stehen, welche in dieselbe, durch die Mittellinie der Blätter gelegte Durchschnittsebene des Stengels fallen. Hier ist also eine Stellung, welche der vorher geschilderten der »*Folia opposita*« ähnelt, sich von ihr aber wesentlich dadurch unterscheidet, dass je zwei auch hier möglichst weit von einander gerückte Blätter bei einer Divergenz von 180° auf ungleicher Höhe stehen; das dritte Blatt, von einem beliebigen Blatt als Ausgangspunkt angenommen, steht genau über dem ersten und ist um fast soviel höher am Stengel inserirt, als das zweite über dem ersten; ebenso fällt das vierte Blatt über das zweite, divergirt mit dem dritten um 180°, und steht über dem dritten Blatte fast um ebenso viel am Stengel hinaufgerückt, als das dritte über dem zweiten. Diese Blattstellung nennt man im Gegensatz zu der gegenständigen die abwechselnde (Folia alternantia); da aber in diesem Fall speciell die Blätter wiederum zweizeilig sind, so ist der genaue Ausdruck für ihn zweizeilig-alternirende Stellung (Folia alterne-disticha). Eine so niedere Zeilenzahl kommt bei den gegenständigen Blättern nicht vor; es ist aber überhaupt die niedrigste, welche sich in den Phanerogamen vorfindet, denn einzeilige Blätter, bei denen jedes höher folgende direkt über jedem nächst unteren sich entwickeln würde, können an radiär gebauten Sprossungen nicht vorkommen und sind höchstens an dorsiventralen (s. unten) möglich.

Es kommen zuweilen in den Blüthenregionen und an auf der Erde niedergestreckt liegenden Stengeln Fälle vor, in denen einzeilige Blätter oder, was bei dem axillären Ursprung normaler Aeste dasselbe sagen will, einzeilig gestellte Aeste wirklich vorhanden zu sein scheinen; sie beruhen aber nur auf einer Täuschung, veranlasst durch eine Drehung und einseitige Ablenkung

(in Folge des Lichteinflusses etc.) der gebildeten Aeste und Blätter, der man leicht durch genaues Zurückgehen auf die wirkliche Insertionsstelle auf die Spur kommen kann. Man wird dann oft eine complicirte Spiralstellung finden, und oft wird sich die Zahl der Orthostichen kaum sicher angeben lassen. — In der Blüthenregion, namentlich wenn die den Aesten morphologisch gleichen Blüthenstiele diese scheinbare Einzeiligkeit zur Schau tragen, spricht man alsdann von Einseitswendigkeit, und nennt die betreffenden Blüthen etc. Flores secundi. — Hier ist aber in jüngster Zeit durch GÖBEL eine gesetzmässige Anordnung in sehr vielen Fällen erkannt und als Dorsiventralität bezeichnet worden, von der später die Rede sein wird.

Die Zahl der Pflanzen, welche zweizeilige Blätter besitzen, ist ziemlich gering; suchen wir nach höheren Zahlen von Zeilen, so haben wir in den Cyperaceen (z. B. Arten der grossen Gattungen *Carex* und *Scirpus)* an den gestreckteren Halmen bequeme Beispiele für die nächste Zeilenanordnung. Daselbst stehen je drei Blätter in der Divergenz von 120° durch nahezu gleichlange Internodien getrennt; das vierte Blatt erst, durch drei volle Internodien vom ersten Ausgangsblatt getrennt, fällt scharf über das erste, und in derselben Reihenfolge weiter fällt nun das fünfte Blatt über das zweite, das sechste über das dritte, das siebente zugleich über das vierte und erste. Nummeriren wir die Blätter in dieser Reihenfolge weiter, so erhalten wir die drei den Stengel bekleidenden Zeilen in folgenden drei Reihen: Blatt 1, 4, 7, 10, 13 . . . . liefert die erste, Blatt 2, 5, 8, 11, 14 . . . . die zweite, und Blatt 3, 6, 9, 12, 15 . . . . die dritte Zeile. Bekanntlich stehen alle direkt auf einander folgenden Blätter in ungefähr gleichen Abständen von einander; setzen wir einmal voraus, die (vom Ausgangsblatt Nr. 1 gerechnet) Blätter Nr. 2 und 3 ständen mit Blatt 1, die Blätter 5 und 6 mit Blatt 3, die Blätter 8 und 9 mit Blatt 4, die Blätter 11 und 12 mit Blatt 10 u. s. w. ganz oder nahezu auf gleicher Insertionshöhe, so würden je drei zusammengehörige Blätter einen Cyclus bilden, wie es im ersten Hauptfall der Fall war, und die Blätter eines jeden Cyclus würden, durch ein langes Internodium getrennt, sich in ihren Stellungen genau in den oberwärts folgenden Cyclen wiederholen. Diese Anschauung ist erzwungen und deshalb mit der Natur widerstreitend, weil bekanntlich die Blätter jedes höheren Cyclus sich in die Mitte der Lücken zu stellen trachten, welche der untere Cyclus zwischen seinen Gliedern gelassen hat. Diese Anschauung soll nur das dem Verständniss näher bringen, dass je drei Blätter in sofern eine engere Zusammengehörigkeit bilden, als sich gerade über ihnen dasselbe Stellungsverhältniss von je drei höheren (jüngeren) Blättern wiederholt. Wenn das Ausgangsblatt ein ganz bestimmtes wäre und es nicht in der Hand des Beobachters läge, beliebig mit demselben zu wechseln, und wenn ferner jeder auf diese Weise willkürlich combinirte Cyclus sich durch Grösse, Farbe oder sonstige mit seiner Stellung selbst nicht direkt zusammenhängende Aeusserlichkeiten von den über und unter ihm combinirten Cyclen auffällig unterschiede, dann würde diese Combination in der Natur begründet sein, und dann würden wir sie auch mit demselben Namen »Cyclus« oder mit einem ähnlichen die Zusammengehörigkeit ausdrückenden bezeichnen dürfen; ich nenne sie hier, um Irrthümer zu vermeiden, einen Complex und werde von dieser Bezeichnung später in der Morphologie der Blüthe Anwendung machen. Die gleichmässig fortlaufende Entwicklung, der direkte Zusammenhang, in welchem Complex mit Complex durch den gleichen Divergenzwinkel (120°) und ungefähr gleiche Internodienlänge jedes Gliedes stehen, zeigt aber, dass von solchen Linien, welche uns diese Aufeinanderfolge am Stengel anschaulich machen soll, hier nur eine Spirale anwendbar ist, die vom Ausgangspunkt (Blatt 1) zum Blatt 2 hin aufsteigend dasselbe nach einer Drehung von 120° an einer höheren Stelle des

Stengels trifft, und ebenso fortlaufend nach neuer Drehung von 120° das Blatt 3 trifft, dann nach der letzten Drehung von 120°, mit der die volle Kreisperipherie durchlaufen ist, auf Blatt 4 trifft, welches selbst als neuer Ausgangspunkt, als Beginn eines neuen Complexes betrachtet werden kann. Dieselbe Spirallinie, wie sie für diese dreizeilig alternirenden Blätter *(Folia tristicha)* geschildert wurde, können wir auch für die Distichie construiren, wo aber die Spirale nach Drehung um 180° am Stengel empor das zweite Blatt und alsdann schon nach derselben Drehung das dritte Blatt als Ausgangspunkt für einen zweiten Complex trifft. Weil man sich in diesen und den folgenden Fällen den Stengel von einer Spirallinie umgeben denkt, auf der in gleichen Divergenzwinkeln die Blätter inserirt erscheinen, so nennt man dieser Anschauung zu Folge die so angeordneten Blätter spiralig gestellt, Folia curviseriata.

Die Divergenzreihe. — Wenn wir den Divergenzwinkel jetzt in Bruchtheilen der Peripherie ausdrücken, so verwandeln sich dadurch die Grade in anschaulichere Werthe. Aus dem Winkel von 180° wird der Bruch $\frac{1}{2}$, welcher ausdrückt, dass auf einer Spirale von einer ganzen Kreisdrehung zwei Blätter in gleichen Abständen stehen; aus dem Winkel von 120° wird $\frac{1}{3}$, da drei Blätter auf einem einmaligen Spiralumlauf stehen. Der Divergenzwinkel $\frac{1}{4}$ (90°) tritt in curviseriirten Blättern von dem eben geschilderten Charakter nicht auf; am häufigsten dagegen wird man Fälle finden, wo die Spirale, welche man sich den Stengel als Abstammungsachse umkreisend denkt, nicht gleich nach dem ersten Umlaufe ein genau über dem zum Ausgangspunkte gewählten ersten Blatte inserirtes Blatt höherer Nummer trifft. Dies ist nur der Fall bei der Stellung $\frac{1}{2}$ und $\frac{1}{3}$, bei allen anderen nicht; alle diese anderen Stellungen lassen sich nun am besten ordnen nach der Nummer, welche das über einem zum Ausgangspunkte gewählten Blatte No. 1 führt. Sehr oft ist dies das Blatt No. 6, vielleicht noch häufiger das Blatt No. 9, auch das Blatt No. 14 lässt sich bei anderen Pflanzen noch mit Sicherheit als scharf über No. 1 inserirt erkennen. Von da an wird die Bestimmung so schwierig, dass andere Hülfsmittel dazu kommen müssen, um die Stellung und die Nummer des betreffenden Blattes in der acropetalen Aufeinanderfolge sicher und leicht zu ermitteln. — Diese Hülfsmittel ergeben sich leicht aus einem noch eingehenderen Studium der Spirallinien. Die Stellung, bei welcher das Blatt No. 6 über dem Ausgangsblatte steht, hat wegen eines vergrösserten Divergenzwinkels nicht schon, wie es bei der $\frac{1}{3}$-Stellung war, das vierte Blatt über dem ersten stehen; das Blatt No. 2 ist schon soweit über den Winkelwerth von 120° hinaus, dass das Blatt No. 3 mit derselben grossen Divergenz nahe an Blatt No. 1 herankommt, aber ohne über dasselbe zu fallen; es geht daher die Spirallinie nach dem ersten Umlaufe über Blatt Nr. 1 hinweg, ohne dort ein neues Blatt inserirt zu finden, und trifft dann in der zwischen Blatt Nr. 1 und Blatt No. 2 offen gelassenen grossen Lücke auf Blatt No. 4; dieselbe Divergenz liefert dann zwischen Blatt No. 2 und No. 3 das Blatt No. 5 in der zweiten offengelassenen Lücke stehend, und nun erst trifft die Spirale in genau gleicher Divergenz das Blatt No. 6 genau über No. 1 stehend. Diese Spirale also, welche ein Mittelding darstellt zwischen der Stellung $\frac{1}{2}$ und $\frac{1}{3}$, indem der Divergenzwinkel offenbar kleiner ist als bei der ersteren, und grösser als bei der letzteren, macht zwei Umläufe statt eines, um auf das erste in der durch Blatt No. 1 hindurchgelegten Orthostiche befindliche Blatt zu stossen, kann daher wie vorhin bezeichnet werden durch den Bruch $\frac{2}{5}$, welcher dem Divergenzwinkel von $\frac{2 \times 360^\circ}{5} = 144^\circ$

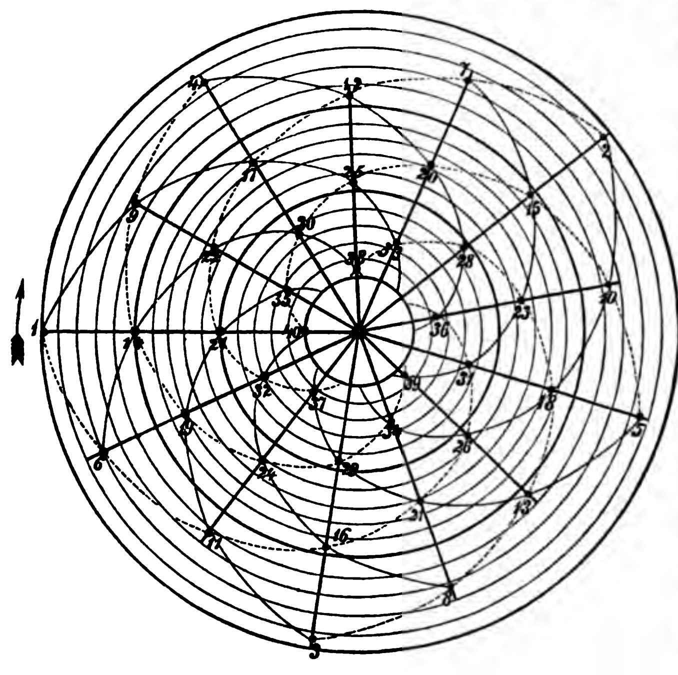
entspricht. Dieselbe Untersuchung an der folgenden Stellung, bei welcher das Blatt No. 9 das erste über Blatt No. 1 befindliche ist, ergiebt, dass die hier durch die Blattinsertionen gelegte Spirale drei Umläufe macht, ehe sie auf Blatt No. 9 trifft; und bei der folgenden Stellung (Blatt No. 14 über Blatt No. 1) macht sie sogar fünf Umläufe, bevor sie auf das Blatt No. 14 trifft. Die in Bruchtheilen der Peripherie ausgedrückten Stellungsverhältnisse der Reihe nach nebeneinander gestellt ergeben nun folgende Werthe für die bisher betrachteten Complexe: $\frac{1}{2}$, $\frac{1}{3}$, $\frac{2}{5}$, $\frac{3}{8}$, $\frac{5}{13}$. Diese Zahlen zeigen die Gesetzmässigkeit, dass von je zweien die Summe der Zähler dividirt durch die Summe der Nenner den folgenden Bruch ergiebt; es lassen sich daher durch diesen sehr einfachen Prozess die bisher noch nicht berücksichtigten höheren Stellungsverhältnisse aus der Berechnung construiren, und zwar zunächst $\frac{3+5}{8+13} = \frac{8}{21}$, und ebenso die folgenden Glieder $\frac{13}{34}$, $\frac{21}{55}$ u. s. w. Es ist interessant, auch die Winkelwerthe dieser Brüche wenigstens theilweise noch einmal zu wiederholen. Nur die ersten 4 Brüche lassen sich genau in Graden und Minuten ausdrücken, nämlich 180°, 120°, 144° und 135°, von da an sind die Brüche periodische Decimalbrüche, so beispielsweise die $\frac{5}{13}$-Stellung mit dem Winkelwerth von 138° 27′ 41″, 538461 . . . . . Es ist nicht nöthig, die Winkelwerthe weiter auszurechnen; schon die Vergleichung der letzten genügt, um zu zeigen, dass die Unterschiede, welche zwischen dem Winkel in der Stellung $\frac{1}{2}$ und $\frac{1}{3}$ so gross waren, sich stetig verkleinern; die beiden genannten Winkel 180° und 120° schliessen in der That alle übrigen zwischen sich ein, so dass die Werthe aller, um einen sehr einfachen Vergleich anzuführen, das Aussehen eines aus seiner Ruhelage gebrachten Pendels annehmen, welches zuerst nach beiden Seiten weit ausschlägt, aber allmählich unter Verkleinerung seiner Schwingungen sich seiner Ruhelage nähert. Die ersten angeführten Divergenzen 180° und 120° würden demnach die Maxima der beiderseitigen Entfernung von der Ruhelage darstellen. Die Ruhelage selbst ist nach den Untersuchungen von L. und A. BRAVAIS [Ueber die geometrische Anordnung der Blätter und der Blüthenstände. Mit einem zweifachen Anhange. Aus dem Französischen übersetzt von WALPERS. Breslau 1839; pag. 30] der Endwerth eines continuirlichen periodischen Bruches von der Form:

$$\cfrac{1}{2+\cfrac{1}{1+\cfrac{1}{1+\cfrac{1}{1+\cfrac{1}{1+\cfrac{1}{1+\cfrac{1}{1+\text{etc.}}}}}}}}$$

welcher sich zu der Winkeldivergenz $360° \cdot \frac{3-\sqrt{5}}{2} = 137°30'28''$ berechnen lässt, und dieses Bogenstück verhält sich zu der Kreisperipherie irrational, ist daher in der Natur nicht realisirbar. Der grösste Ausschlag um den sich die Blattstellungen von dieser idealen Ruhelage, bei welcher kein Blatt über dem anderen beobachtet werden kann, in der $\frac{1}{2}$-Stellung entfernen, ist darnach 42°29′32″; der zweitgrösste durch die $\frac{1}{3}$-Stellung gelieferte ist schon viel geringer, nämlich 17°30′28″; der dritte beträgt in der $\frac{2}{5}$-Stellung nur noch 6°29′32″, der vierte in der $\frac{3}{8}$-Stellung nur 2°29′32″, und von da an muss der Ausschlag um so langsamer abnehmen, je bemerkbarer die Abnahme im Anfang war, bis sie zuletzt unmerklich wird.

Es ergiebt sich daraus das wichtige Resultat für die Praxis, dass die Bestimmung der Divergenzen oder Stellungsreihe nur soweit von distinctivem Werthe sein kann, als es sich dabei um die niederen Anfangswerthe des genannten periodischen Bruches handelt; die descriptive Botanik bezeichnet daher die über die Stellungen $\frac{1}{2}$ und $\frac{1}{3}$ hinausgehenden Blätter nur als zerstreut stehend *(Folia sparsa)*.

Untersuchung der Spiralstellung. — Es würde aus diesem Grunde kaum nöthig sein, noch näher auf die Eigenschaften, die aus der spiraligen Anordnung von selbst folgen und Hülfsmittel gewähren, um auch die höheren Glieder des unendlichen periodischen Bruches zu bestimmen, einzugehen, wenn nicht diese Untersuchungen durch die Speculationen, welche einst an diese Spirallinien angeknüpft wurden und erst in der Gegenwart ihre richtige Einschränkung gefunden haben, ein gewisses theoretisches Interesse hätten. Auch ist es so frappirend, auf diesem Gebiete der beobachtenden Botanik eine mathematische Theorie anzutreffen, dass man der Ursache dieses Zusammentreffens mehr auf den Grund gehen muss. Es ist zu dem Zweck in Figur 6 von einer der höheren Divergenzen, der $\frac{5}{13}$-Spirale, eine geometrische Zeichnung entworfen, welche drei volle Complexe derselben umfasst und mit dem Anfangsgliede (No. 40) des vierten endigt. Solche Zeichnungen werden richtig construirt, indem man den Divergenzwinkel (annähernd 138° 27½') immerfort an einen als Ausgangsorthostiche ausgezogenen Radius eines zur Grundlage gewählten Kreises in ein und derselben Richtung anträgt; die Richtung wird durch den an 1 beigesetzten Pfeil bezeichnet; so erhält man successive die der acropetalen Entwicklung folgenden Glieder der Spirale. Nur darf nicht übersehen werden, dass ausser dem einen Gliede, durch welches der zur Grundlage gewählte Kreis hindurchgeht, kein zweites auf demselben zu zeichnen ist, da man sonst eine cyklische Anordnung der Glieder, und keine spiralige, erhalten würde. Die inneren



(B. 140.) Fig. 6.

Grundriss der $\frac{5}{13}$-Spirale (in Horizontalprojection), theoretisch construirt. Die sogen. genetische Spirallinie ist nicht gezeichnet, sondern muss der Zahlenreihe folgend zwischen die concentrischen Kreise hineingelegt werden; letztere bezeichnen die Zahl der Umläufe, welche die Spirale auf ihrem Wege durch die aufeinanderfolgenden Zahlen macht, bis sie zu einem über dem Anfangsglied liegenden und durch eine Orthostiche mit demselben verbundenen Gliede gelangt (von 1 zu 14, 27 und 40); die durch diese Anfangspunkte neuer Complexe gelegten Kreise sind stärker ausgezogen. Die feinen ausgezogenen und punktirt gezeichneten Spiralen sind die Contactlinien oder Schrägzeilen.

concentrischen Kreise dienen daher nur dazu, gleiche Abstände anzugeben, welche man von der als gleichmässig fortlaufend gedachten Spirale bei jedem Umlauf beschrieben denkt, der schon oben angedeuteten Methode entsprechend, die untersten Sprossungen auf den äussersten und die obersten auf den innersten Kreisen zu zeichnen. Auf dem ersten Umlaufe der Spirale liegen beispielsweise die Glieder 2 und 3; Glied 2 ist schon vom äussersten Kreise entfernt aber noch mehr von dem zweiten Kreise entfernt eingetragen, Glied 3 dagegen dem zweitäussersten Kreise schon ziemlich genähert; die Glieder 4, 5 und 6 fallen zwischen den zweiten und dritten Kreis, dem letzteren successive näher rückend, u. s. w. Kein Glied darf auf eine der 4, den Spiralumläufen entsprechenden Kreislinien selbst gesetzt werden, bis das Glied 14 als ein genau über 1 fallendes auf dem Umlaufskreise steht und damit einen neuen Complex beginnt.*)

Es mag beiläufig erwähnt werden, dass sich ausser den beiden ersten Spiralstellungen, die aber wegen ihrer Einfachheit zu wenig lehrreich sind, keine andere so leicht construiren lässt, wie die zu der $\frac{3}{8}$-Stellung gehörige. Man braucht den zur Grundlage gewählten Kreis nur in 8 Octanten zu zerlegen durch Radien, welche zugleich die Orthostichen bilden; von einem äusserlich liegenden Anfangspunkte aus erhält man dann die übrigen Glieder, indem man stets um drei Octanten in derselben Richtung weiter fortschreitend jedes neue Glied um eine kleine Länge näher an das Centrum rückt und der Reihenfolge des Eintragens entsprechend numerirt.

Bei aufmerksamer Betrachtung der Figur ergeben sich vier verschiedene Liniensysteme ausser den concentrischen Kreisen, welche nur die Umlaufszahl der Spirale anzeigen und weiter keinen Werth haben, als die Construction sicherer zu machen. Die wichtigste ist die (in meiner Figur 6 nicht ausgezeichnete) Spirallinie, welche die acropetale Entwicklungsfolge bezeichnet und durch die Zahlenreihe 1, 2, 3, 4, 5, ... angegeben wird. Es ist dann ein System von 13 radiär erscheinenden Orthostichen vorhanden, welche alle um 13 Nummern in der Reihenfolge höheren Glieder mit einander verbinden, weil jedes 14. Glied über einem der unteren liegt; von diesen Orthostichen ist besonders die erste wichtig, weil sie die Anfangsglieder aller Complexe 1, 14, 27 enthält. In der Figur sind die Orthostichen nur von dem Umlaufskreise an gezeichnet, für welchen sie zuerst eine Bedeutung haben, so dass die durch die Glieder 13, 26 und 39 gelegte die kürzeste ist. Nun können aber auch noch zwei Systeme von Nebenspiralen construirt werden, welche auf viel kürzerem Wege als die erste (acropetale) Spirale zum Centrum des Kreises laufen, dafür aber um so zahlreicher sind, mit je grösserer Geschwindigkeit sie das Centrum erreichen. Diese Nebenspiralen erhält man durch Vergleichung der an irgend einem Gliede zunächst stehenden höheren Nummern, sowol rechts herum als links herum gezählt, natürlich ohne Berücksichtigung der auf der zugehörigen Orthostiche liegenden noch näheren Glieder. So hat das Glied No. 1 vom Centrum des Kreises aus betrachtet als nächstes rechts liegendes Glied No. 9, links No. 6; die Differenzen in der acropetalen Rangordnung sind bezüglich 8 und 5; machen wir für das Glied No. 9 dieselbe Untersuchung, so finden wir als das nächste Glied dem Kreiscentrum näher rechts No. 17, links No. 14; auch hier ergeben sich dieselben bezüglichen Differenzen 8 und 5. Wiederholen wir diese Probe mit allen überhaupt vorhandenen Gliedern, so finden wir stets dieselben Differenzen 8 und 5, und ersehen daraus, dass die rechts herum führenden Nebenspiralen aus den um 8 in der Rangordnung

*) Im Holzschnitt sind die Punkte nicht immer genau an der ihnen zukommenden Stelle eingetragen; so steht z. B. Punkt 6 auf dem dritten concentrischen Kreise, während er demselben sehr nahe, aber noch zwischen Kreis 2 und 3 stehen sollte; u. s. w.

höher stehenden Gliedern gebildet sind, die links herum führenden Spiralen aus den um 5 höher stehenden. Die Zahl der Nebenspiralen, welche sich auf solche Weise construiren lassen, ist genau begrenzt dadurch, dass gewisse Glieder schon von Nebenspiralen durchschnitten sind, wenn man sie zum Ausgangspunkt einer eigenen Spirale machen will, und dass daher dort keine neuen Spiralen mehr möglich sind. So können in Fig. 6 rechts herum*) eigene Spiralen gelegt werden durch alle Glieder von 1 bis 8, aber durch 9 nicht mehr, weil No. 9 schon auf der von No. 1 ausgehenden ersten Spirale liegt; ferner können dort links herum nur durch die Glieder 1—5 Spiralen gelegt werden, weil No. 6 ebenfalls schon auf der von No. 1 ausgehenden Spirale liegt. Es ist also die Zahl der überhaupt möglichen Spiralen rechts und links herum gerechnet so gross als die Differenz aller Glieder in der acropetalen Rangordnung, wie sie auf den Spiralen benachbart liegen, also wie die Zahlen 8 und 5. Diese Zahlen enthalten aber den Zahlenwerth der Divergenz in Bruchtheilen der Peripherie ausgedrückt; nämlich die kleinere Zahl als Zähler, die Summe beider als Nenner eines Bruches gesetzt ist eben die Divergenz: es ist $\frac{5}{5+8} = \frac{5}{13}$ der Werth der Blattstellung.

Es geht daraus hervor, dass die kritische Untersuchung der Spiralstellung mehrere Methoden zur Verfügung hat, welche sich in der Praxis ergänzen. Nur wenn die Blätter sehr weit auseinander gerückt sind, lassen sich die in der acropetalen Reihenfolge numerirten Glieder leicht als solche erkennen; aber sogar dann wird es oft schwer halten, das in der Orthostiche genau über das Anfangsglied fallende Glied zu ermitteln. Wenn z. B. in Fig. 6 die Glieder 14, 27, 40 und die benachbarten etwas undeutlich inserirt sind oder durch Blattstieldrehungen Verschiebung zeigen, so kann man ungewiss sein, ob 1, 14 und 27 etc. die Orthostiche bilden oder vielleicht 1, 35 und die höheren Glieder mit der Differenz 34; letzteres würde die Divergenz 13/34 sein, und bei ihr müssen die Nebenspiralen, wie sich aus der Rechnung ergiebt, rechts herum durch 1, 22, 43 u. s. w. (Differenz 21) gelegt werden, links herum durch die Glieder 1, 14, 27 und 40 (Differenz 13). Dies letztere Verhältniss ist leichter zu ermitteln als die Richtung der Orthostichen; man stützt sich daher wo möglich auf Beobachtung der Nebenspiralen, welche zum Unterschiede gegen die acropetale Hauptspirale als Contactlinien oder Schrägzeilen bezeichnet werden.

Dieser letztere Name rührt davon her, dass in gewissen Fällen, wo die der Achse entstammenden Blätter verhältnissmässig klein sind und dicht gedrängt stehen, diese Nebenspiralen sogleich als schräg rechts und links herum aufsteigende Linien sich markiren und dass die Blätter sich in ihnen berühren. Bei einer so gedrängten Anordnung ist es nicht möglich, die acropetale Reihenfolge zu bestimmen, da der Ursprung an der Achse nicht sichtbar ist. Man abstrahirt alsdann von der direkten Beobachtung der Insertion und begnügt sich mit der Feststellung der Zahl der Contactlinien, und kann darnach nicht nur die Stellung überhaupt angeben, sondern sogar im einzelnen Fall den Werth für jedes Phyllom in der Bezifferung nach der acropetalen Reihenfolge berechnen.

Als Beispiel dafür ist in Fig. 7 die Reihenfolge der Schuppen in den Schrägzeilen an einer *Conifere* dargestellt, welche aber die höhere Spiralstellung 8/21 zeigt. Die links herum laufenden Schrägzeilen oder Contactlinien tragen alle den gleichen Buchstaben; da dieselben von a bis n gehen, so sind dies die 13 steiler aufsteigenden, oder vielmehr in dieser Figur die

---

*) d. h.: rechts und links stets vom Centrum des Kreises aus betrachtet!

steiler nach aussen verlaufenden, da dem Centrum zunächst in diesem Falle die ältesten Schuppen liegen. Die rechts herum laufenden Schrägzeilen findet man leicht an der gleichmässigen Reihenfolge der verschiedenen Buchstaben heraus, so z. B. von aussen nach innen gelesen **g h i k l m n a b**, oder **c d e f g h i k l**, oder **a b c d e f g h i**, u. s. w. Es ist nicht schwer, nach Anleitung von Figur 6 auch die rechts herum laufenden Schrägzeilen zu zählen, und man wird alsdann die zu erwartende Zahl 8 finden. Die Bezifferung nach der acropetalen Reihenfolge in Figur 6 ist nicht aufgenommen, um die Bezeichnungsweise nicht zu überladen, es ist aber sehr leicht, dieselbe nach der Berechnung oder durch direkte Vergleichung mit Figur 6 auszuführen.

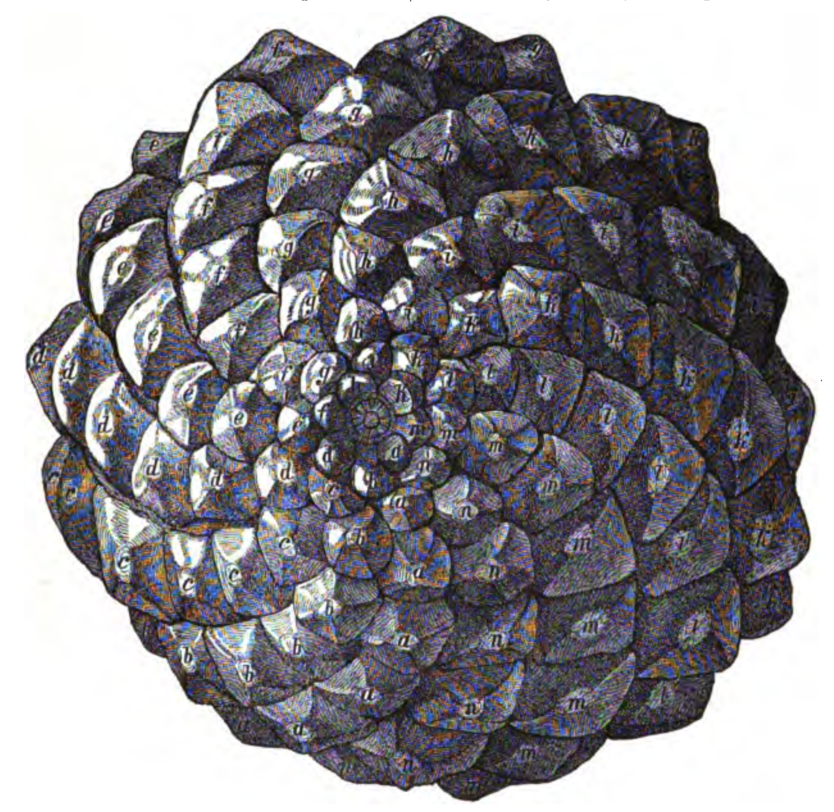


Fig. 7. (B. 141.)

Untere Hälfte des Zapfens von *Pinus canariensis*, in natürlicher Grösse nach einer Photographie. Im Centrum der abgebrochene Stiel, um ihn herum die untersten Schuppen undeutlich. Der in der Mittellinie jeder Schuppe liegende Nabelvorsprung trägt die Bezifferung mit den Buchstaben der $\frac{8}{21}$-Stellung.

Zu Beispielen über die Spiralstellung curviseriirter Phyllome eignen sich überhaupt sehr gut die Zapfen der Nadelhölzer und Cycadeen, auch andere Pflanzenkörper mit ähnlich dicht gedrängter Blattentwicklung, wie die Blüthenkolben der Araceen, die Laubrosetten vieler Stauden mit einfachen und fleischigen Blättern, z. B. von *Sempervivum* und anderen. In der Blüthenregion von vielen Compositen und Dipsaceen findet man an den dicht gedrängten Hüllblättern des ganzen Kopfes oft Beispiele sehr complicirter Stellungen. Die niederen Werthe der Hauptdivergenzreihe findet man, ausser an den angegebenen Objecten, auch namentlich an gut ausgebildeten Trieben immergrüner Ericaceen (*Rhododendron* und *Arbutus*), überhaupt an zahllosen Holztrieben mit dicken, nicht nach dem Lichte gedrehten sondern gleichmässig ausgebreiteten, einfachen Blättern, die eine zur leichten Beobachtung geeignete Internodienlänge haben.

Die Spiraltheorie. — Es ist im Vorhergehenden die Spirale, welche in Figur 6 durch die Reihenfolge der Buchstaben ausgedrückt wurde, die der acro-

petalen Entwicklung folgende genannt worden: sie führt auch vielfach die Bezeichnung **Grundspirale**, weil sich aus ihr die Schrägzeilen als Nebenspiralen ableiten lassen; man findet aber auch für sie die Bezeichnung **genetische Spirale**, und diese rührt besonders von den Arbeiten SCHIMPER's und BRAUN's [Vergl. Untersuch. üb. d. Ordnung d. Schuppen a. d. Tannenzapfen. — Academ. Leopold. Acta 1831 etc.] her, deren Spiraltheorie auf dem Boden idealistischer Naturanschauung steht und sich bemüht, in der beobachteten Reihe $\frac{1}{2}$, $\frac{1}{3}$, $\frac{2}{5}$, $\frac{3}{8}$ u. s. w. die herrschende Form für die Entwicklungsgeschichte hinzustellen.

Allein diese Meinung war nicht die einzige; auch die anderen construirbaren und sich neben die Grundspirale stellenden Linien können ja als Normen für die Blattentwicklung betrachtet werden, also die Orthostichen und die Schrägzeilen. Diese letzteren stellen aber nur das in veränderter Form dar, was die Grundspirale, als genetische Linie gedacht, auch sagt, dass nämlich die Entwicklungsfolge der Blätter nur innerhalb solcher Grenzen schwanken kann und sich in dem Gebiete bewegen muss, welches die Theorie der geschilderten Divergenzreihe mitsammt ihren sich mathematisch von selbst ergebenden Nebenlinien vorzeichnet. Diese Theorie hat A. BRAUN in seinen dies Gebiet berührenden Arbeiten immer befolgt, und wo er in der Natur auf Ausnahmsfälle stiess, hat er sich bemüht, dieselben durch künstliche Wendungen der Theorie mit dieser selbst in Einklang zu bringen. Das bequemste Mittel hierzu liefert die **Prosenthese**; wo in der Natur ein plötzlicher Uebergang von einer Spiralstellung zu einer anderen beobachtet wird, kann man den Sprung seiner Grösse nach in irgend eine Beziehung zu den beiden einander abwechselnden Spiralen bringen, und dadurch wird scheinbar eine Erklärung des Sprunges gegeben; andere Mittel liefert die Idee vom totalen Abortus zu erwartender, oder von Einschaltung unerwarteter Glieder in ein bestimmtes System, welches an einer Stelle ein Glied zu wenig oder zu viel enthält. — Aber es giebt auch noch vollständig verschiedene Divergenzreihen, welche von den genannten Autoren selbst schon nachgewiesen und in aller Ausführlichkeit beschrieben worden sind; es sind dies, der Natur jenes die Hauptdivergenzreihe liefernden Kettenbruches nach, anders beginnende Reihen, welche namentlich zwischen den Stellungen $\frac{1}{3}$ und $\frac{1}{4}$, und auch zwischen den Stellungen $\frac{1}{4}$ und $\frac{1}{5}$ schwanken, und mit diesen Werthen beginnen. So ist also die erstere Reihe: $\frac{1}{3}$, $\frac{1}{4}$, $\frac{2}{7}$, $\frac{3}{11}$, $\frac{5}{18}$ u. s. w.; die letztere Reihe hingegen $\frac{1}{4}$, $\frac{1}{5}$, $\frac{2}{9}$, $\frac{3}{14}$, $\frac{5}{23}$ u. s. w. Es lassen sich für alle diese Partialwerthe und deren höhere Glieder Belege aus der Phanerogamenwelt schaffen, wenngleich dieselben sehr viel seltener sind als die Blattstellungen aus der zuerst geschilderten Hauptreihe; zahlreiche Beispiele dafür führt A. BRAUN [l. c. pag. 329] an. Nur das ist vielleicht von grösserem Interesse, dass die $\frac{5}{18}$-Stellung nicht selten bei den Zapfenschuppen von *Abies excelsa* ist; da dieselbe häufiger ihre Schuppen, wie alle ihre Verwandten, in ein Stellungsverhältniss der Hauptreihe bringt, so ergiebt sich daraus allein schon, dass auf das Innehalten einer bestimmten Winkeldivergenz kein grosses Gewicht gelegt werden kann. Denn schon das Umspringen an einem und demselben Spross von einem höheren Gliede zu einem tieferen derselben Reihe oder umgekehrt, wie es nicht selten beobachtet werden kann, muss diese Meinung erschüttern und erfordert eine künstliche Deutung des Grundes, wenn man auf Constanz der Spiralstellung Gewicht legt; aber noch befremdender muss es sein, Glieder von zwei ganz verschiedenen Reihen an denselben Naturgebilden vertreten zu finden. Dies führt

dazu, allgemeine Gründe aufzusuchen, nach denen sich die Phyllome an der Achse stellen und in dieser oder jener Spiralform auftreten.

Mechanische Theorie der Phyllotaxie. — Diese allgemeinen Gründe hat zuerst HOFMEISTER [l. c. pag. 440—508, besonders § 11] aufgedeckt, entgegen der Theorie von SCHIMPER, BRAUN und BRAVAIS, nach der man bei diesen Stellungsgesetzen nicht nach allgemeinen Gründen zu fragen, sondern nur vorhandene Thatsachen zu beobachten hat. Besonders aber hat in jüngster Zeit SCHWENDENER [Mechan. Theorie der Blattstell.] diese allgemeinen Gründe erforscht und hat Beziehungen aufgedeckt, welche zu den von HOFMEISTER her schon bekannten überzeugend beweisen, dass sowol die Spiralen als die mit denselben mathematisch zusammenhängenden Divergenzen nichts als geometrisch abgeleitete Dinge sind, die leicht in die Pflanze hineinconstruirt werden können und für die Anschauung sehr lehrreich und praktisch sind, denen aber keine entwicklungsgeschichtliche Bedeutung beizulegen ist. Das ist der principielle Unterschied der Behandlung; BRAUN und seine Schule betrachten die Spiralstellungen als etwas Feststehendes und als einen Plan, nach welchem die Pflanze sich bilden muss, nennen sie daher genetisch; SCHWENDENER erkennt in den Stellungen, die von anderen Gründen als von herrschenden Bildungsplänen regiert werden, die Spiralen nur als Linien, die wir, an geometrische Beziehungen gewöhnt, anzubringen lieben, um ein bequemes Mittel für das Studium zu haben. Er fasst daher die Veränderungen in der Gliederreihe der Kettenbrüche, das Uebergehen von einem Partialwerth zum anderen und das Zusammenvorkommen von Werthen aus verschiedenen Divergenzreihen als den wichtigsten Punkt für seine Theorie in's Auge und sucht ihn zu erklären.

Nach der neuen Anschauung erfahren die seitlichen Sprossungen (zunächst also immer die Blätter) nach ihrem Hervortreten am Vegetationspunkt ihres Cauloms gesetzmässige Verschiebungen, weil ihr Ausdehnungsbestreben parallel und quer zur Achse desselben ein anderes ist, als es deren Längen- und Dickenwachsthum gestattet; letzteres muss auf die seitlichen Sprossungen einen Widerstand nach irgend welcher Richtung hin ausüben, und zwar das Dickenwachsthum einen longitudinalen Druck und transversalen Zug, das Längenwachsthum einen longitudinalen Zug und transversalen Druck. Auf sehr sinnreiche Weise wird nun unter Annahme einer bestimmten Querschnittsform und gleichbleibender, später unter sich ändernder Form und Grösse dieser Einfluss erklärt und auf mathematische Anschauungen zurückgeführt, die schliesslich mit dem übereinstimmen, was schon bekannt war, nämlich dass eine gewisse Spiralstellung sich unserm Auge darbietet, welche aber durch Druck und Zug, durch Grössenabnahme der Achse und Grössenzunahme der seitlichen Organe auf eine im voraus berechenbare Weise beeinflusst und verändert wird. Wenn man daher Uebergänge von einer Spiralstellung in die andere bemerkt, so erklärt sich dies aus der Wirkung der angegebenen Faktoren hervorgegangen; und was der genetischen Spiraltheorie so viel Mühe in der Erklärung machte und so viel künstliche Voraussetzungen erforderte, das erklärt sich hier von selbst. Jedes obere entstehende Organ ruht und drückt, da es sich in die grösste von schon angelegten Organen offengelassene Lücke zu stellen strebt, auf den letzteren zwei unteren Organen und tritt mit denselben in Contact; da sich dies regelmässig wiederholt, so stellen sich auch regelmässig Contactlinien heraus, und es ist nun gleichgültig, ob man in der Spirallehre das grösste Gewicht auf die Grundspirale, die Schrägzeilen oder die Orthostichen legen soll: sie kommen alle gleichzeitig

zu Stande. Es lässt sich an Modellen zeigen, dass eine geringe Aenderung im vorhandenen Druck, die Schiebungen veranlasst, genügt, um die Divergenzreihe $\frac{1}{2}$, $\frac{1}{3}$, $\frac{2}{5}$, $\frac{3}{8}$ u. s. w. mit den beiden übrigen $\frac{1}{3}$, $\frac{1}{4}$, $\frac{2}{7}$, $\frac{3}{11}$ u. s. w. und $\frac{1}{4}$, $\frac{1}{5}$, $\frac{2}{9}$, $\frac{3}{14}$ u. s. w. zu vermischen; die Werthe der einen Reihe schalten sich als Zwischenwerthe zwischen verschiedene Werthe der anderen (namentlich der ersten Hauptreihe) ein, und ihr wechselvolles Spiel liegt in Principien, die dem Verständniss als mechanische Kräfte nahe gerückt sind. Wir verstehen also nun leicht, dass *Abies excelsa* z. B. Stellungen nach zwei Reihen zeigen kann. — Während die Verschiebungen fertiger Organe sich so erklärt zeigen, muss die Anlegung neuer dieser Anschauungsweise entsprechen: für neu sich bildende Sprossungen gilt nur Form, Grösse und Stellung der vorhandenen als maassgebend, nichts anderes. Keine Beobachtung spricht für die Meinung, dass neue Organe sich in genetischen Spiralen oder Orthostichen anlegen müssten; wol aber machen sich bei der Durchführung dieser Idee Widersprüche geltend, während diese mechanische Theorie keinen Widerspruch in irgend einer Beobachtung findet. Diese neue Anschauung von der Entstehung der Stellungsverhältnisse seitlicher Sprossungen wird als Anschluss- oder Juxtapositionstheorie bezeichnet, und sie giebt eine befriedigende Lösung für den Thatbestand sowol, der der Beobachtung zugänglich ist, als für die Ideen, welche man daran anknüpfen kann. Man kann den Thatbestand nicht einfacher erklären, als indem man sagt, dass sich die neuen Organe dahin stellen, wo Platz für sie vorhanden ist; und wenn man unter Berücksichtigung der Dimensionsverhältnisse diesen Vorgang im Einzelnen durchgeht, so entsteht dadurch ein klares Bild. Selbstverständlich kann man sich nach dieser Theorie noch nicht die zwingenden Gründe klar machen, weshalb so viele Pflanzenarten in einer ganz bestimmten Stellung ausschliesslich verharren, während bei anderen andere Stellungen ebenso hartnäckig festgehalten werden, weshalb also die Gramineen die Stellung $\frac{1}{2}$, die Cyperaceen aber $\frac{1}{3}$ haben. Aber man sieht ein, dass bei cyklischer Anordnung (in Wirteln von 2 — ∞) und bei der Anordnung in Complexen (Spiralen) dieselbe Grundidee vorhanden ist, die der Raumausfüllung von einem gegebenen Anfange an.

Man kann sich leicht durch die einfache Construction der $\frac{2}{5}$-Spirale klar machen, dass dieselbe erhalten bleibt in der Anlage der neuen Organe, sobald einmal der Anfang dazu vorhanden ist, der in den inneren Wachsthumsursachen liegt. Zeichnet man drei Blattsprossungen in der Divergenz von 144° successive der Achse etwas näher gerückt, so kann man den Platz für jedes neu hinzukommende Blatt allein mit Berücksichtigung der grössten Lücke finden, und zwar gerade an der Stelle, wo es auch das Festhalten an der genetischen $\frac{2}{5}$-Spirale erfordern würde.

Ein ebenso einfaches als instructives Beispiel dafür, dass die Aenderung der einmal eingeschlagenen Spiralstellung bei Contraction der Internodien oder Stauchung der Achse und bei dem dadurch erfolgenden gedrängten Stande der Blattsprossungen erfolgen muss, liefert die überall häufig cultivirte Pflanze *Cyperus alternifolius*. Die normale Blattstellung der Cyperaceen überhaupt ist die nach $\frac{1}{3}$, welche in der vegetativen Region vieler hierher gehöriger Arten auch constant beobachtet wird. Auch bei dem genannten Beispiele stehen die unteren, schuppigen, locker angeordneten Blätter in dieser Divergenz von 120°, aber nach dem letzten, sehr langen Internodium, welches in die grosse und reichbeblätterte Schirmrosette übergeht, steht nur noch das unterste Blatt dieser Rosette mit dem obersten Schuppenblatt an der Basis des Stengels in der alten Divergenz; aber die nun in der Rosette selbst aneinander gedrängten Blätter gehen sogleich in die $\frac{3}{8}$-Spirale über und lassen mit mehrfachen Uebergängen auch noch andere Complexe, selbst aus den nicht auf $\frac{1}{2}$, $\frac{1}{3}$, $\frac{2}{5}$ u. s. w. sich stützenden Werthen erkennen.

Etwas ähnliches zeigt die Gattung *Carex* derselben Familie, welche in jeder gedrängten

Blüthen- und Fruchtähre sogleich in höhere Spiralstellungen übergeht, während die Laubblätter als locker gestellt um 120° divergiren. Es hängt hiermit die bekannte Erscheinung zusammen, dass die oft aussergewöhnlich dicht zusammengehäuften Blüthensprossungen und die sie stützenden Deckblätter reiches Material für complicirtere und durch Uebergänge wechselweise miteinander verbundene Spiralstellungen liefern.

Dass zum Wechsel der Divergenz ein Aneinanderrücken sehr bedeutender Art zu gehören pflegt, beweist das constante Einhalten der Spirale in der Laubblatt- und Blüthenregion, wenn in der letzteren die Gedrängtheit nicht übermässig ist. So kann man bei *Reseda odorata* die $\frac{2}{5}$-Stellung aus der Laubblattregion bis oben zu den Blüthenknospen fortlaufen sehen, obgleich die Blüthen sehr viel gedrängter stehen. SCHWENDENER hat Principien angegeben, nach denen sich das Maass des Näherrückens berechnen lässt, welches eine Verschiebung zur Folge hat. Es würde uns aber zu weit führen, darauf näher einzugehen. —

Abortus, Chorise und Dédoublement.. — Die Anschlusstheorie verlegt, wie sie ja überhaupt der Entwicklungsgeschichte als ihrem Principe folgt, den Grund für das Vorhandensein dieser oder jener Stellung aus dem Gebiet der mathematischen Speculation auf die Beobachtung des Stammscheitels, an dem die Sprossungen hervortreten. Dieselben nehmen schon bei ihrem ersten Sichtbarwerden ein durch (unbekannte) innere Ursachen bestimmtes Areal ein, welches das Princip möglichster Raumausnutzung erfüllt; da jeder neu hinzukommende Höcker sich unmittelbar an die vorhergehenden anschliesst und also in wenigstens zwei Punkten mit ihnen in directe Berührung tritt, so sind, wie schon erläutert wurde, die relative Grösse und der unmittelbare Anschluss die bedingenden Faktoren für Stellungscharaktere und Stellungsänderungen. Die relative Grösse wirkt insofern sehr energisch mit, als bei Reduction des Umfanges der Abstammungsachse um ein gewisses Maass eine Abnahme in der Zahl der seitlichen Organe (resp. Schrägzeilen) eintreten muss, während andererseits eine Abnahme der Querschnittsgrösse sämmtlicher Seitensprossungen bei gleichbleibendem Durchmesser der Abstammungsachse eine Vermehrung der Reihen zur Folge hat, und natürlich in beiden Fällen vice versa. Somit tritt in sich selbst erklärt eine Erscheinung zu Tage, für welche die Spiraltheorie complicirte Erklärungen geben musste, nämlich eine Verminderung oder eine Vermehrung der Sprossungszahl. Es kann allerdings eine Verminderung der wirklich vorhandenen und dem Auge sichtbaren Sprossungen dadurch bewirkt werden, dass an einer bestimmten Stelle, wo ein Organ zu erwarten wäre, dasselbe unausgebildet geblieben und dadurch eine offene Lücke entstanden ist. Die Lücke hat aber alsdann den morphologischen Werth wie die Sprossung selbst und zählt mit; sie hat auch in der Regel irgend welche Spuren dafür aufzuweisen, dass sie durch das Fehlschlagen einer Sprossung entstanden ist, und in diesem Falle ist die Bezeichnung dafür als Abortus die richtige. Eine Sprossung kann aber dann nicht abortirt sein, wenn überhaupt ihre Ausbildung gar nicht in der Wachsthumsweise der Abstammungsachse begründet lag; und so sind alle solche Fälle nicht als Abortirung zu bezeichnen, wo die vorhandenen Sprossungen zwar eine Minderzahl (mit den unteren Complexen oder anderen Individuen verglichen) aufzuweisen haben, aber eine in der Wachsthumsweise selbst begründete Minderzahl. Das Gegentheil dieser Verminderung, die Vermehrung in der Zahl von zu erwartenden Sprossungen, ist ebenfalls hiernach zu beurtheilen; liegt sie in den Wachsthumsgesetzen selbst begründet (in der Achsengrösse, Querschnittsgrösse der Sprossungen), so bedarf es keiner weiteren Erklärung dafür, auch wenn die Sprossungszahl in anderen Complexen, die zum Vergleich dienen können, eine kleinere ist. Kommen dagegen an einer Stelle, wo aus den eben angeführten Gründen nur eine Sprossung zu erwarten ist, deren zwei oder mehrere vor, so

ist hier eine weiterer morphologischer Erklärung bedürftige Vermehrung eingetreten, und diese mit passendem Namen zu belegen ist richtig. Wir werden in der Blüthenmorphologie den Namen Chorise für diesen Fall anwenden; wenn nämlich zwei Sprossungen an Stelle einer in einer gegebenen Lücke auftreten, so kann man dieselben als durch Spaltung aus der uranfänglichen Masse entstanden ansehen, wenngleich sie nicht als zwei Hälften erscheinen. Etwas ähnliches zeigen uns die Stipularbildungen in der vegetativen Region, wo neben dem allein in der Sprossungszahl zu numerirenden Hauptblatte rechts und links Blattbildungen auftreten, welche an sich betrachtet ebenso gut als besondere Blätter gelten könnten. Dass man diese Nebenblätter eben als nebensächlich angelegte betrachtet, geht nicht aus ihrer Grösse hervor, welche zuweilen der Grösse des Hauptblattes gleichkommt oder dieselbe gar übertrifft (z. B. bei einigen Arten von *Viola);* aber in der Blattstellung zählen sie nicht mit und können höchstens bei Quirlblättern fast wie gleichwerthige auftreten (siehe unter den Stipularbildungen der Rubiaceen, Trib. *Stellatae).* — Sehr selten kommt es vor, dass paarige Blätter sich nebeneinander an einem Knoten entwickeln und alsdann mit einander verwachsen; solche Fälle, die mir noch nicht zu Gesicht gekommen sind, beschrieb kürzlich BORBAS [Oesterreichische Botan. Zeitschrift. 1879, pag. 398), besonders z. B. die zweispitzigen Blätter des Maulbeerbaumes, und seltene Abnormitäten von *Asclepias syriaca*, *Salix alba* etc; ein anderes sehr ausgezeichnetes Beispiel der Art ist von *Nepenthes zeylanica* abgebildet in GARDENER's Chronicle 1880, vol. XIII pag. 109 fig. 21, wo ein Blatt mit unten verdoppelter Mittelrippe nach oben zweitheilig wird und in zwei völlig gleiche, an langen Trägern hängende und normal entwickelte Kannen ausläuft. In diesen Fällen passt auch für die vegetative Region der Ausdruck Verdoppelung, Dédoublement, ausgezeichnet. —

Bildung am Stammscheitel. — Aus der acropetalen Entwicklungsart der Blätter am Scheitel geht hervor, dass man deren Stellungsverhältnisse eben so gut dort, als in den ausgebildeten Regionen des Stengels untersuchen kann, in manchen Fällen vielleicht noch besser. Man braucht daher nur (wie auch von HOFMEISTER, l. c. pag. 456—458 und an anderen Stellen gezeigt ist) den Stammscheitel mit seinen unausgebildeten Blatthöckern durch einen Horizontalschnitt von der ausgebildeteren unteren Partie abzutrennen, so hat man ein gutes Präparat für eine mikroskopische Betrachtung, die mittelst der leicht verwendbaren Zeichenapparate auch eine genaue Darstellung in Horizontalprojection und Winkelmessung auf dem Papiere gestattet. In vielen Fällen thut ein nahe unterhalb der Scheitelspitze geführter Querschnitt mit den um den Achsentheil wohlgeordneten Blattdurchschnitten noch bessere Dienste; ja man kann in vielen Fällen die äussere Ausgliederung der jungen Blätter zur Beobachtung entbehren und dafür nur die Beobachtung der Blattspurstränge in der obersten Stengelspitze wählen, da die vergleichende Anatomie die Beziehungen lehrt, welche zwischen dem Fibrovasalsystem der Abstammungsachse und der von ihr aussprossenden Phyllome bestehen.

Auch schon ehe diese mikroskopische Beobachtungsweise zur Vervollständigung der Blattstellungskenntniss eintrat, war die beschreibende Morphologie darauf gekommen, den Stammscheitel mehr äusserlich auf die Lage der jungen Blätter zu betrachten, was zu denselben Resultaten führen muss, weil die Grösse der Blätter und das Alter ihrer Ausbildung höchstens eine Verschiebung, aber keine wesentliche Aenderung herbeiführen kann. Die Knospen, welche unsere

Laubbäume im Winter zeigen, regten besonders zu dieser Beobachtung an, weil sie Blattstellungen erkennen liessen zu einer Zeit, wo die Pflanze sonst dieser Charaktere entbehrte; dieselben Knospen zeigen sich an den unterirdisch fortwachsenden Achsentheilen (vergl. z. B. Figur 5, Spitze l) und endlich auch an den stetig fortwachsenden Achsen von den ausgebildeten Blättern eingeschlossen. Man untersuchte die Stellung der Blätter in den Knospen entweder durch äusserliches Abblättern jedes Cyclus oder Complexes, oder noch einfacher, indem man einen Querschnitt durch die ganze Knospe mitten hindurch legte, und ordnete die beobachteten Verschiedenheiten unter dem Kapitel der Knospenlage der Blätter (Vernatio oder Praefoliatio). Bei kreuzweis-gegenständigen Blättern ergiebt sich bei dieser Untersuchung die Vernation gleichfalls als decussirt. Sind Cyklen von mehr als zwei Gliedern vorhanden, so müssen dieselben im Knospenquerschnitt sich darstellen als Kreise aus so viel Querschnitten von Blättern gebildet, als Glieder zum Cyklus gehören, und die Ränder der Blätter berühren sich dabei gegenseitig, ohne sich zu überdecken: diese Vernation nennt man die klappige, valvirte. Sind aus irgend welchen Spiralen gebildete Complexe vorhanden, so zeigen sich dieselben in der Knospe als so über und unter einander geschachtelt, wie es bei einer gedrängten Darstellung der Spiralstellung in Horizontalprojection auf dem Papiere der Fall ist; es wird also eine distiche und tristiche Vernation bei der Stellung $\frac{1}{2}$ und $\frac{1}{3}$ herauskommen und besonders deutlich tritt die Distichie in dem Fall hervor, wo, wie bei *Iris* und zahlreichen anderen Monocotyledonen die Mittelnerven der Blätter stark nach aussen vorspringen und ihre Ränder, nach innen zusammengeschlagen, die inneren Blätter allesammt geradlinig umschliessen; man hat für diesen Fall den Terminus »Folia equitantia« gebildet. Kommen höhere Spiralstellungen in der Knospe vor, so unterscheidet die beschreibende Morphologie dieselben (als für die Charaktere der Arten und Familien von geringerer Bedeutung) eben so wenig, als sie für die verschiedenen Spiralstellungen ausgebildeter Blätter verschiedene Kunstausdrücke gebildet hat, sondern dieselben den gequirlten und zwei—dreizeiligen Blättern gegenüber einfach als zerstreut-stehend bezeichnet (Folia sparsa). Hier hält sie an dem Charakter fest, dass das Einschachteln der jüngeren Blätter in die älteren hinein nicht nach Cyklen scharf gesondert ist, wie bei der Vernation gequirlter Blätter; das Ueberdecken der jüngeren Blätter durch die Ränder der älteren geschieht im Gegentheil genau der Spiralstellung und Grösse des einzelnen Blattes zu Folge, so dass schon ein einzelnes Blatt, da es ja einen eigenen Insertionskreis für sich allein hat, alle jüngeren Blätter mit seinen Rändern umschliessen kann. Man nennt daher diese Vernation, einem nicht gut gewählten Vergleich mit sich wechselweise überdeckenden Dachziegeln zu Folge, die imbricative, und setzt in dem Falle, wo die Ränder eines einzelnen Blattes schon die inneren allein umspannen, um dieses Verhältniss zu unterscheiden, noch den Ausdruck convolutiv hinzu. Haben wir also eine convolutiv-imbricativ gebildete Venation nach der $\frac{1}{3}$-Spirale, so umrollt Blatt 1 des äussersten Complexes mit seinen Rändern alle folgenden, Blatt 2 umrollt Blatt 3, Blatt 3 schliesst in sich Blatt 4 ein, welches selbst als Ausgangspunkt des zweiten Complexes die innen folgenden Blätter umschliesst, u. s. w.

Dasselbe ist in veränderter Form bei der convolutiv-imbricativen Vernation einer $\frac{2}{5}$-Spiralstellung der Fall, und so fort; es ist nur noch hinzuzufügen, dass fast jede spiralige Vernation auch convolutiv genannt werden könnte, dass aber

dieser Ausdruck von nur gradueller Bedeutung ein umfangreicheres Umschliessen, als es gewöhnlich ist, bezeichnen soll.

Es sei im Voraus darauf hingewiesen, dass die Blüthen, sofern sie in bestimmten Verhältnissen geordnete Phyllome mit den Laubblättern ähnlicher Form ausbilden, ebenfalls solche Knospenlagen zu ihren Charakteren benutzen; letztere entsprechen genau den hier kurz berührten Prinzipien der Unterscheidung, und ich werde daher später auf dieses Kapitel zurückverweisen. —

Verzweigungsart der Caulome. — Von der Phyllotaxis hängt in erster Linie die Stellung der Zweige am Stengel ab, soweit sie wirklich zur Ausbildung gelangen. Der allgemeinste Fall der Verzweigung ist eben der, dass die Seitenachsen unterhalb der Stengelspitze sich bilden, und zwar fast immer axillär. Sie gehen alsdann nicht aus dem Vegetationspunkt hervor, wenigstens wenn wir mit WARMING [l. c.] denselben definiren als nur diejenigen Zellen umfassend, deren Function die Erzeugung neuer Zellen ist, also die Scheitelzellgruppe selbst. Ausser dieser normalen Verzweigung giebt es aber auch Fälle, in denen die Caulomverzweigungen so nahe an der Spitze des Vegetationskegels entstehen, dass die peripherischen Zellen desselben an ihrer Bildung theilnehmen. Dies bezeichnet man (mit WARMING, l. c.) als die Theilung des Vegetationspunktes; zwar sind die entstandenen Theile nicht gleichwerthig, insofern als die grössere Zellmasse des Vegetationspunktes fortfährt, die Hauptachse zu verlängern, und nur die kleinere seitlich eine Caulomverzweigung bildet; allein in noch selteneren Fällen kann sich der Vegetationspunkt sogar in zwei gleichwerthige Hälften theilen (durch eine Medianebene), und jede Hälfte ist dann der Ausgangspunkt einer selbständigen Caulombildung. Diesen letzten Fall bezeichnet man als die echte Dichotomie. Die aus der Theilung des Vegetationspunktes hervorgegangenen Sprossungen sind bei den Phanerogamen im Vergleich mit der Zahl der normal axillären Zweige überhaupt selten, fehlen aber so gut wie ganz in der vegetativen Region; es ist allerdings oft mit Schwierigkeiten verbunden, von den eben unterschiedenen Bildungsarten für jeden einzelnen Fall die maassgebende zu erkennen, da zahlreiche Uebergänge in der Erscheinungsform existiren, welche die zunächst scharf scheinenden Charaktere derselben verwischen. An die von WARMING als Theilung bezeichnete Verzweigungsart knüpft sich jetzt in vielen Fällen die alsbald zu erläuternde dorsiventrale Verzweigung an, welche auch nicht axillär vor sich geht. —

Solche extraaxilläre Zweige, d. h. Zweige, welche ausserhalb der Achsel von zugehörigen Stützblättern auftreten, zeigen sich häufiger auch nur in der Blüthenregion, zuweilen schon an den seitlichen relativen Hauptachsen des ganzen Blüthen tragenden Systems, wie z. B. bei den Asclepiadeen (bekannteste Beispiele *Asclepias Cornuti* und *Cynanchum Vincetoxicum*). Ueber diese Fälle existirt eine weitschichtige Literatur, so auch namentlich über die eben citirten Beispiele. [Vergl. CELAKOWSKY in Flora 1877, pag. 2 u. ff.]. Wir sind noch nicht im Stande, dieselben genau zu erörtern, da wir vorher noch einige speciellere Modalitäten der Achsenverzweigung überhaupt kennen zu lernen und einige formale Begriffe zu bilden haben. — Das ist jedenfalls zu behaupten, dass die verschiedenen Deutungen, welche sich in diesem abnormen Verzweigungsfalle für jede einzelne Species verschieden ergeben, allesammt etwas erkünsteltes haben, da jede bemüht ist, eine an sich einfache und mit einem Worte zu charakterisirende, aber mit den sonstigen Begriffen von Zweigbildung contrastirende Eigenthümlichkeit dieser Pflanzen mit den von der Mehrzahl der Pflanzen abstrahirten Regeln in Einklang zu bringen. Vielfach kann allerdings eine einfache Täuschung zu

Grunde liegen, wenn man Zweige als extraaxillär annehmen zu müssen glaubt; es kommt nicht selten vor, dass die Stützblätter (namentlich die Bracteen in der Blüthenregion) abortiren, die Zweige also normal axillär, aber in den Achseln äusserlich unsichtbarer Blätter stehen. Die Entscheidung hierfür ist theils der Entwicklungsgeschichte vorbehalten, theils (und meist von noch besseren Resultaten gekrönt) der genauen Vergleichung solcher nahe verwandter Formen, welche für die betreffende Ausnahme ein klares Urtheil gestatten.

Man muss sich überhaupt hüten, in der Untersuchung, ob das bei der Mehrzahl der Phanerogamen gefundene Sprossungssystem bei allen zu finden sei, zu weit zu gehen und vielleicht unbekannten Wachsthumsursachen keine Freiheit mehr übrig zu lassen. Denn man ist überall gezwungen, dieselben anzuerkennen, und zwar bilden sie dasjenige Gebiet, welches für die Morphologie als solcher allein sehr dunkel ist und nur dadurch erhellt werden kann, dass die Physiologie mit ihren Untersuchungen hier fördernd eintritt und namentlich die Mechanik des Wachsthums in alle dabei mitwirkenden Componenten auflöst.

Anisotropie der Sprossungen. — Ausserordentlich wichtig für die Gestaltung des werdenden Pflanzenkörpers sind die Richtungsverschiedenheiten, welche die sich ausgliedernden Sprossungen annehmen; in ihnen liegt nicht nur viel Charakteristisches für die einzelnen von uns unterschiedenen Sprossungsklassen verborgen, sondern ihre specielle Ausbildung bei den verschiedenen Phanerogamen verleiht ihnen die Summe äusserlicher und oft schwer definirbarer Merkmale, welche man insgesammt als Habitus zusammenzufassen pflegt. — Schon bei den Untersuchungen der Keimpflanze Fig. 1 trat sofort in den Charakteren des jungen Stengels und seiner Hauptwurzel die Richtungsverschiedenheit beider hervor, und ich ging nur deshalb mit wenig Worten zu den morphologischen Merkmalen ohne Orientirung im Raume über, weil ich es nicht für Aufgabe der speciellen Morphologie der Phanerogamen halte, das Uebergangsgebiet der allgemeinen Physiologie und Morphologie in ihren Rahmen aufzunehmen. Wenn ich jetzt darauf zurückkomme, so geschieht es, weil SACHS seinen vielen Verdiensten auch neuerlich das noch hinzugefügt hat, die Frage nach der Richtungsverschiedenheit wachsender Pflanzentheile im Allgemeinen als eine bisher vernachlässigte hinzustellen und nachzuweisen, dass dieselbe formbestimmend ist bei solchen Pflanzen, die aus einer einzigen Zelle bestehen, wie bei solchen, die die complicirtesten Sprosssysteme besitzen, und dass es eine lohnende Aufgabe ist, den hier vorliegenden Gründen nachzuspüren [Arbeiten des botan. Instituts in Würzburg, Bd. II, Heft 2, Abth. X]. Sobald ein solches neues Gebiet bebaut werden soll, wird eine bestimmte Ausdrucksweise nöthig, und dieselbe hat SACHS gleichfalls zweckentsprechend geschaffen. Die Erscheinung, dass überhaupt die verschiedenen Theile derselben Pflanze unter ganz gleichen äusseren Bedingungen (Licht, Gravitation, Feuchtigkeit, Wärme, dauernde Berührung) verschiedene Wachsthumsrichtungen einschlagen, wird Anisotropie genannt. Es versteht sich aus der Abhängigkeit der Richtung, in welche die aus einander sich auszweigenden Glieder der Pflanze treten, dass die innere Organisation die Art ihrer Reaction auf gleiche äussere Einflüsse entscheidend bestimmt, und so ist also die präcisere Definition von Anisotropie die verschiedene Reactionsfähigkeit der Pflanzentheile gleichen äusseren Einflüssen gegenüber. Sie zeigt sich am schärfsten an dem schon gebrauchten Beispiel vom Stengel und der Wurzel keimender Phanerogamen; dass wir aber gleichsam unbewusst schon mehrfach die Anisotropie morphologischer Elemente zur Charakterisirung benutzt haben, geht aus der Begriffsbestimmung

der Blätter als seitlicher Sprossungen hervor; denn diese setzt eine Orientirung im Raume voraus. Und thatsächlich haben die auswachsenden Blätter eine mehr oder weniger verschiedene Wachsthumsrichtung von der des Stengels und müssen eine verschiedene, sogar nahezu auf letzterer senkrechte Wachsthumsrichtung wenigstens an ihrer Insertionsstelle einschlagen, um nur überhaupt Raum zur Entwicklung zu finden. Ganz dasselbe gilt von den Zweigen, welche aber, als der Regel nach axillär, in ihren Wachsthumsrichtungen zwischen die der Blätter und ihrer Abstammungsachse fallen müssen. Um in den Richtungen zunächst die allgemeinste absolute Maassbestimmung eintreten zu lassen, werden die anisotropen Glieder eingetheilt in vertical gerichtete: orthotrope, und in von der Verticallinie mehr oder weniger abweichende: plagiotrope. Meistens sind die orthotropen Theile radiär gebaut, was ausführlicher darzustellen Aufgabe der vergleichenden Anatomie ist; und wenn die orthotropen Theile radiär gebaut sind, so sind viele der plagiotropen Theile nicht radiär gebaut. Doch sind hier die Unterschiede nicht zwingend, und es können auch radiär gebaute Theile plagiotrop und ein Theil der orthotropen nicht radiär gebaut sein; man denke nur an die Verschiedenheit von aufrecht fortwachsenden und auf der Erde niedergestreckt kriechenden Stengeln mit ihren Blättern. Die plagiotropen Sprossungen sind gewöhnlich bilateral gebaut; hier ist aber von Wichtigkeit nur diejenige Art der Bilateralität, welche eine Bauch- und Rückenseite zu unterscheiden gestattet und nach diesen orientirt ist; solche Sprossungen heissen dorsiventral.

In der Untersuchung des Unterschiedes zwischen orthotropen und plagiotropen Theilen liegt nach dem Gesagten das Hauptproblem, welches die Anisotropie bietet, wenn man von der Antitropie in Stengel und Wurzel absieht. Diese Antitropie findet sich aber auch sogar in verschiedenen Regionen desselben fortwachsenden Stengels ausgeprägt, nämlich in den durch Nutationskrümmung mit abwärts gebeugter Spitze fortwachsenden, sich aber auch gleichzeitig an der Spitze selbst fortentwickelnden Blüthensprossen gewisser Pflanzen. Hierfür ist Fig. 4 (auf Seite 604) ein vorzügliches Beispiel: *Monotropa Hypopitys* entwickelt ihre Blüthensprosse zunächst vertical aufstrebend, neigt aber bei ihrer unterirdischen Fortentwicklung die die Blüthenknospen selbst producirende Spitze im Bogen seitwärts und dann vertical abwärts, und erscheint mit abwärts geneigter Spitze auch über der Erde; während sich nun der untere Stengeltheil rasch streckt und die Spitze in die Höhe bringt, entwickelt sich auch diese wieder ein Stückchen dem Boden zu, bis während des Aufblühens der von der Spitze entfernter stehenden Blumen sich die ganze Spitze wieder aufwärts krümmt, und endlich die abgeblühte Pflanze geradlinig vertical gerichtet dasteht. Sprossungen, welche durch energischeres Wachsthum der morphologischen Oberseite sich abwärts krümmen, bezeichnet man als epinastisch, die durch Förderung der Unterseite aufwärts gekrümmten als hyponastisch. — Mannigfache Ursachen müssen zusammenwirken, um den morphologischen Elementen eine so charakteristische Richtung im Raume zu verleihen; für die Morphologie kommen nur die in der inneren Structur begründeten Ursachen in Betracht, der Einfluss der äusseren Eindrücke ist einem anderen Gebiete zu überweisen. In erster Linie ist hier nun der streng radiäre und dorsiventrale Bau zu unterscheiden; radiäre Glieder reagiren den äusseren Kräften gegenüber allseitig um ihre Achse gleichartig und gleichstark und stellen sich daher gewöhnlich orthotrop, dorsiventrale Sprossungen dagegen reagiren auf ihrer Dorsal- und Ventralfläche gegen gleichartige und gleichgrosse Kräfte verschieden, stellen sich daher gewöhnlich plagiotrop. Die Wahrscheinlichkeit spricht dafür,

dass die Bedingungen für die plagiotropen Glieder leichter zusammenkommen als für die orthotropen; dies fällt mit der Thatsache zusammen, dass die Zahl der letzteren viel geringer ist; denn sogar Zweige einer kräftig wachsenden Hauptachse haben entschiedene Neigung zur Dorsiventralität.

Dafür sind — wie SACHS selbst als Beispiel anführt — die Coniferen treffliche Belege; namentlich auch zeigen sie die Abhängigkeit der Wachsthumsrichtung in den Nebenachsen von dem Vorhandensein der Hauptachse. Arten der Gattungen *Pinus* und *Abies* pflegen einen oder mehrere ihrer obersten und kräftigsten Aeste orthotrop zu stellen, sobald die Hauptachse durch Verletzung des terminalen Vegetationspunktes wachsthumsunfähig geworden ist. Es würden die Aeste niemals aus ihrer so deutlich plagiotropen Orientirung herausgekommen sein, falls die Hauptachse ihr Wachsthum ungestört weiter fortgesetzt hätte.

In diesem Sinne sehen wir in den flach ausgebreiteten, durch eine Medianlinie symmetrisch abgetheilten Laubblättern die vollkommensten Typen dorsiventraler Sprossungen. Worin der Einfluss besteht, den die orthotrope Hauptachse auf ihre dorsiventralen Sprossungen ausübt, sei es auf die Blätter, oder auf die zur Orthotropie befähigten und sich hinneigenden Aeste, ist einstweilen unbekannt; es ist aber jedenfalls ein solcher Einfluss vorhanden. Denn wenn, wie in dem angeführten Beispiele, die Coniferen beim Aufhören des Wachsthums der Hauptachse eine Nebenachse zur orthotropen Entwicklung bringen, so ist nicht dafür der Grund in der grösseren Fülle von nun disponiblen Nährstoffen zu suchen, die ja ein stärkeres Auswachsen der Nebenachse auch in der früheren Richtung gestatten könnten. Andere Pflanzen zeigen auch wirklich ein stärkeres Wachsthum der so geförderten Nebenachse ohne diese auffallende Aenderung der Wachsthumsrichtung; und wiederum ist es bei anderen Pflanzen unmöglich, aus einmal plagiotrop angelegten Sprossungen orthotrope zu machen.

Eine unserer beliebtesten Zierpflanzen aus der Familie der Coniferen ist die japanische *Cryptomeria;* dieselbe wird sehr viel durch Stecklinge vermehrt, welche natürlich aus Seitenzweigen herstammen. Man kann mit diesen Stecklingen leicht Versuche anstellen, dieselben durch verschiedene Orientirung gegen das Licht etc. zu normal radiär sich entwickelnden Pflanzen zu machen; allein fast ausnahmslos wird man die Plagiotropie inhaerent finden, die sich in den hauptsächlich nach zwei Richtungen ausgehenden Aesten (links und rechts) allein schon kundgiebt. Die aus Samen erzogenen Pflanzen sind allseitig verästelt.

Dass die Anisotropie eine wesentliche Grundlage der Pflanzengestalt ist, versteht sich hiernach von selbst; ihre Bedingungen sind, wie so vieles Andere, physiologischer Natur und hängen ganz mit den Lebensgewohnheiten der Art und des Individuums zusammen. Wären die verschiedenen Pflanzentheile isotrop, so würden die unter sich alsdann um vieles ähnlicher gestalteten Pflanzen eine unförmliche Anhäufung von Gliedern sein, in der das eine dem anderen im Wege wäre und in Bezug auf Ausbreitung gegen das Licht und andere nothwendige Einflüsse Concurrenz machte.

Bedenkt man hierzu noch, dass die Anisotropie nicht an die Organisationshöhe im Pflanzenreich gebunden ist, dass sie nicht nur in den complicirt zusammengesetzten Phanerogamen, sondern in allen tieferen Klassen ebenso deutlich, oft sogar noch frappirender und, so zu sagen, allein gestaltbestimmend auftritt, so ist daraus ersichtlich, ein wie wesentlich morphologisches Element in ihr verkörpert ist. Leider wird es schwierig sein, den wirkenden Ursachen auf den Grund zu gehen; wenn die in erster Linie von uns adoptirte morphologische Begriffsbestimmung sich mit der Eintheilung in orthotrope und plagiotrope Glieder deckte, so würde das ein unschätzbarer Vortheil sein; schon so ist es von Interesse, dass wenigstens typische Charaktere für unsere Sprossungen daraus erwachsen. —

Verzweigung dorsiventraler Sprosse. — Die Untersuchungen über die Eigenschaften, besonders über die Verzweigung der dorsiventralen Sprosse sind in jüngster Zeit noch weiter ausgedehnt nnd von GOEBEL zum Gegenstande einer sehr beachtenswerthen Schrift gemacht [Arbeiten des botan. Instituts zu Würzburg, Bd. II, Hft. 3; XV]. In dieser Schrift wird gegen die in der That vorhandene Meinung angekämpft, dass die Verzweigung durchweg eine axilläre sei, und dass man extraaxilläre Zweige durch Abortus von Blättern erklären müsse und dann weiter durch dieselbe Annahme zu morphologischen Erklärungen geführt werde, welche oft den Anschein der Künstlichkeit haben, oft sich geradezu als falsch nachweisen lassen. Er unterscheidet einen radiären Verzweigungsmodus, bei welchem die durch die verschiedenen Radien eines verzweigten Sprosses bestimmten Seiten keinen Gegensatz in Bezug auf die Tochtersprossungen erkennen lassen, und einen dorsiventralen, entsprechend dem von SACHS angewendeten Ausdrucke, der aber noch etwas modificirt wird. Dorsiventrale Sprossungen sollen nämlich nur solche sein, deren Verzweigungen sich verschieden verhalten, je nachdem sie an der Bauch- oder Rückenseite oder an der rechten und linken Flanke entspringen. Solche dorsiventrale Sprosse sind zwar meistens bilateral gebaut, unterscheiden sich aber von diesen, viel zahlreicher im Pflanzenreich vorkommenden durch die ungleiche Sprossungsfähigkeit zweier Seiten, da an ihnen nur die beiden Flanken gleichartig sind; auch diese Dorsiventralität geht durch das ganze Pflanzenreich hindurch, findet sich ebenso scharf ausgeprägt an Algen und Hepaticeen als an Rhizocarpeen und Phanerogamen. Dorsiventrale Sprosse pflegen einen eingekrümmten Vegetationspunkt zu besitzen; durch diesen schon verräth sich auch die vegetative Region von *Utricularia* als dorsiventral gebaut, und zwar so, dass bei ihr die Blätter auf der rechten und linken Flanke entspringen, während die Bauchseite nur Haare, die Rückenseite hakenförmig eingerollte Ruheknospen (»Ranken«) und normale Seitenzweige trägt; beide können nicht als axilläre Zweige gedeutet werden, da sie von den Blattachseln an den Flanken ferngerückt sind, wenngleich sie in bestimmte räumliche Beziehungen zu ihnen treten. Hier tritt also das Princip der Axillarität zurück und dafür das der Dorsiventralität auf, in welchem die Beziehungen von Blatt und Spross zu einander der Gesammtsymmetrie des ganzen Sprosssystemes untergeordnet sind. Sie scheint an den vegetativen Zweigen der Phanerogamen nicht sehr häufig zu sein, um so häufiger in den Inflorescenzen (s. unten). Doch ist diese Anschauungsweise noch zu neu, als dass man darüber schon jetzt ein klares Urtheil haben könnte, was erst nach sorgfältiger Durchmusterung des ungeheueren im Phanerogamenreich steckenden Materials im Lichte dieser neuen Auffassung geschehen kann. Auch steht dieselbe einstweilen noch unvermittelt der Beobachtung axillärer Verzweigung gegenüber, ebenso wie die Bedingungen noch unbekannt sind, die einen plagiotropen Spross zu einem dorsiventralen machen können; über dies Alles werden wir von der Zukunft Aufklärung zu erwarten haben. —

Trichome und Emergenzen. — Es ist nun noch in diesem, die Sprossungen allgemein behandelnden Kapitel jener Sprossungsgattung genauere Erwähnung zu thun, die andere Autoren unter dem Namen Trichome den Caulomen und Phyllomen coordiniren, die ich aber, als nicht auf derselben Basis begründet, denselben subordinire. So ist es in der That; die Haarbildungen mögen noch so charakteristisch für gewisse Arten, Gattungen und selbst Familien sein, sie verändern nichts an dem für die ganze Gestaltung in erster Linie maassgebenden Verhalten der Stengel, Wurzeln und Blätter zu einander; zwei sehr nahe ver-

wandte Pflanzen unterscheiden sich niemals durch die Haarbildungen allein, sondern in den drei vorher genannten Sprossgestaltungen; Individuen derselben Art können bald Haarbildungen besitzen, bald unter Umständen davon frei sein: die Haarbildungen sind nicht mit Unrecht in den Lehrbüchern der älteren Periode als »accessorische Organe« aufgeführt. Es ist für sie charakteristisch, dass ihr Auftreten an den Phanerogamen durch klimatische Einflüsse leicht ins Schwanken gebracht werden kann, dass sie sowol gefördert als gehemmt und unterdrückt werden können; dass aber, wenn sie überhaupt vorhanden sind, sie dann in bestimmten Formen und an bestimmten Stellen auftreten, welche die Pflanze schärfer charakterisiren als ihre Zahl und Länge. Sie sind über den ganzen Pflanzenkörper zerstreut; doch sind sie an den Wurzeln von bestimmter physiologischer Function, um die Wasseraufnahme zu vermehren, und daher auch hier anders angeordnet und gebaut; viele Wurzeln entbehren auch der Wurzelhaare vollkommen. An Stengel und Blatt entwickeln sie sich formenreich, aber in der Regel gleichmässig an beiden, nur am Blatt in der Regel zahlreicher und auch grösser, oft am Blatt allein.

Die echten Haare entstehen, wie schon oben angegeben, durch centrifugales Auswachsen einer einzelnen Epidermiszelle, und zwar an den jugendlichen, aber nicht mehr auf die ersten Anlagen beschränkten Sprossungen. Solche Sprossungen bezeichnet die morphologische Terminologie als behaart (pilosus), und drückt den Gegensatz dazu mit glatt (glaber) aus. Treibt die Epidermiszelle nur eine schlauchförmige Verlängerung aus, bleibt sie also einzellig, so entsteht dadurch das einfache Haar; gliedert sie sich in mehrere oder viele Zellen, so bildet sie dadurch articulirte oder Gliederhaare. Wie sich hier aus der anatomischen Structur des einzelnen Haares die ersten und leicht anwendbaren Unterschiede ergeben, so ist für die Epidermisbehaarung als solche der wichtigste Unterschied der, dass sich die Haare entweder einzeln vorspringend finden und rings von nicht haarartig auswachsenden Epidermiszellen umgeben sind, oder dass an einzelnen Epidermisstellen alle dort in grösserer Zahl vereinigten Zellen in derselben Weise auswachsend ein grösseres Trichom gemeinschaftlich hervorbringen; letzteres wird dann als zusammengesetzt bezeichnet. In der Regel laufen die Haare, je nachdem sie härter oder weicher sind, in eine stechende oder biegsame Spitze aus, führen als Inhalt Wasser oder Luft im ausgewachsenen Zustande, ohne sich durch besonderen Zellinhalt auszuzeichnen. Hiervon machen die Brennhaare (Stimuli) eine Ausnahme, welche einen complicirter gebauten Stechapparat an der Spitze führen, und deren Inhalt ein Gift für die von ihnen verursachten Wunden ist; hierfür bieten die Brennnesseln alltägliche Beispiele, aber auch viele Pflanzen tropischer Familien, wie z. B. der Malpighiaceen. Eine zweite, allgemeiner verbreitete Ausnahme ist in den Drüsenhaaren (Pili glandulosi) zu suchen; diese, meistens aus vielen Zellen zusammengesetzt und daher der Rubrik der Gliederhaare unterzuordnen, tragen auf ihrem Scheitel einen kugligen Kopf, der oft ätherische Oele secernirt und überhaupt stets einen eigenartigen Drüsensaft enthält; näher darauf einzugehen, verbietet der beschränkte Raum. Diesen Drüsenhaaren sind auch die Digestionsdrüsenhaare zuzurechnen, welche die insektenfressenden Pflanzen charakterisiren (vergleiche den betreffenden Abschnitt dieser Encyklopädie, pag. 123; dort sind solche in Figur 3 abgebildet; Figur 1 und 2 stellen Drüsenemergenzen dar).

Die zusammengesetzen und gegliederten Haare sind mannigfach an Formen und haben der descriptiven Botanik noch verschiedene Unterscheidungen, jede mit besonderem Namen versehen,

geliefert. Eine interessante Form von Haaren, welche die Gestalt von zwei divergirend aus derselben Zelle entsprungenen, stechenden Spitzen annehmen, zeigen viele Malpighiaceen, nach denen man sie benannt hat, aber auch Arten der Gattung *Indigofera* u. a. (Spindelhaare, Pili bifurci der Terminologie); die beiden stechenden und in einem gestreckten Winkel divergirenden Spitzen liegen zerstreut fest an der Stengeloberfläche und hauptsächlich der Blattunterseite angedrückt. — Die Familie der Malvaceen und Tiliaceen besitzt sehr häufig die Haare in kleinen sternförmigen Gruppen vereinigt, so dass die verschiedenen, dicht beisammen stehenden Haargruppen sich unter einander verfilzen (Pili stellati). — Bei den Elaeagnaceen, am schönsten bei *Elaeagnus ferruginea*, findet man die Haare zu ausgezackten Rädern vereinigt als grosse Schuppen auf der Blattunterseite, und an den jugendlichen Blättern lässt sich deren Entwicklung aus sehr früh schon eigenartig gestalteten Zellgruppen leicht verfolgen (Pili radiati). — Die Gliederhaare gabeln sich nicht selten auf der Spitze, wie bei vielen Cruciferen, zumal in der Tribus der Sisymbreen und Arabideen. Bei anderen, z. B. vielen Urticaceen ohne Brennhaare, trägt das Gliederhaar oben einen aus mehreren rückwärts gerichteten Haken gebildeten Kopf (P. glochidiati), bei anderen endlich finden sich büschelige Aeste des Haares auf der Spitze vereinigt (P. penicillati). – Sehr ausgeprägt sind die Gliederhaare an den Staminen von *Tradescantia*, wo sich jedes Glied durch eine Einschnürung schon äusserlich abhebt (P. moniliformes); die Haare der genannten Gattungen sind zugleich durch die in ihnen bemerkbare Protoplasmaströmung berühmt. —

Wenn im Vorhergehenden die wichtigsten Formverschiedenheiten der Haare kurz beschrieben wurden, so ist nicht zu vergessen, dass die gewöhnlichste Form die eines einfachen oder durch Querwände gegliederten zarten und oben spitz auslaufenden Schlauches ist, und dass solche Haare meistens zerstreut auf der Epidermis stehen. Die beschreibende Botanik hat es für nöthig gefunden, die Haare als leichte Charakteristica für Artbeschreibungen zu verwenden und hat daher noch eine Reihe von Ausdrücken für die Behaarung geschaffen, je nachdem die Haare kürzer oder länger, weicher oder härter sind.

So sind die drei Termini für steife Haare von successiv zunehmender Stärke hirtus, hirsutus, hispidus; die kürzesten und weichsten Haare benennt man sammetartig (velutinus), dieselben bei zunehmender Länge pubescens, villosus, auch lanatus und lanuginosus, Ausdrücke, deren deutsche Uebertragungen sich von selbst ergeben. Liegen die Haare dicht an und entsteht dadurch ein seidenartiger Glanz, so führen die betreffenden Pflanzentheile den Namen sericeus; sind sie länger und in einander verfilzt, meist von weisslicher oder bläulicher Färbung, so entstehen die Bezeichnungen tomentosus und arachnoideus dafür, letzteres, wenn die Haarfäden mit Spinngeweben vergleichbar sind. — Besitzen die Blätter Haare nur am Rande, und zwar in Reihen geordnet und Wimpern vergleichbar, so führen letztere den Namen Ciliae. Alle diese Ausdrücke sind leicht erklärlich und lassen sich leicht an beliebigem Beobachtungsmaterial controliren; da aber die beschreibende Botanik mit den eben genannten Bezeichnungen operirt und dieselben für die augenfälligen Verschiedenheiten adoptirt hat, so ist es nöthig, dass die Kenntniss derselben nicht verloren geht, damit nicht eine mit Unordnung und Missverständnissen verbundene Aenderung im Modus der Beschreibungen eintrete. —

Nicht immer sind die Haare wirklich von Haarform, d. h. dünn und spitz, sie können auch als einzellige Sprossungen cylindrisch sein oder sich gar der Kugelform nähern; so gestaltete Haare heissen Blasen, Papulae, und als passendes Beispiel für sie dienen mehrere Arten der grossen Gattung *Mesembryanthemum*, welche durch die papulöse Epidermis ein bethautes, glitzerndes Aussehen erhalten. Sprossungen, welche mit schuppenförmig angedrückten Haaren bestreut sind, bezeichnet man als lepidotus, sind aber die Schuppen gross und aufrecht, als ramentaceus. —

So lange die Trichome ihren entwicklungsgeschichtlichen Charakter beibehalten, aus einer Epidermiszelle zu entstehen, so lange fällt ihre ganze Erscheinungsweise mit ihrer Bezeichnung als »accessorisch« zusammen. Es würde zwar ein Irrthum sein zu glauben, dass die Stellung dieser Trichome eine ungeordnete wäre; ein

aufmerksames Betrachten der behaarten Sprossungen zeigt vielmehr, dass die Haare specifisch verschiedene und ganz bestimmte Stellen bekleiden, die z. B. bei den Blättern gewöhnlich vom Verlauf der Nerven abhängen. Der Hauptgrund, weshalb man den Stellungsverhältnissen der Haare keine besondere Aufmerksamkeit geschenkt und dabei unzweifelhaft wichtige Charaktere einstweilen unaufgedeckt gelassen hat, ist wol der, dass ihr Auftreten ein zu sehr individualisirtes ist, und dass ihre Grösse zu ihrer Gesammtzahl in einem zu ungleichen Verhältnisse steht. Es giebt nun eine Gattung von Sprossungen, welche den echten Trichomen in Bezug auf ihr im Phanerogamenreich specialisirtes und — wie wir sagen dürfen — accessorisches Vorkommen gleich kommen, sich aber dadurch von denselben unterscheiden, dass sie die unter der Epidermis liegenden Periblemzellen mit in ihr localisirtes Wachsthum hineinziehen und dadurch Zellwucherungen von bedeutenderen Dimensionen, oft sogar mit von der Stammsprossung ausgehenden Fibrovasalelementen versehen, bilden: diese nennt man **Emergenzen**. Ihre Anlage und ihr Weiterwachsthum ist in einzelnen Fällen kaum wesentlich verschieden von der, zeitlich in eine frühere Periode fallenden Entwicklung ihrer Abstammungssprossungen; wenn man daher auch entwicklungsgeschichtlich keinen durchgreifenden Unterschied zwischen Emergenzen und den Phyllomen oder Caulomen und Rhizicomen hat finden können, so bleibt der grosse Unterschied immer bestehen, dass die Emergenzen der Zeit und dem Orte nach an die vorhergegangene Anlage der eben genannten Sprossungsklassen gebunden sind. Es ist damit nicht gesagt, dass sie ihre Abstammungssprossung nicht in der definitiven Grösse sogar übertreffen könnten, aber wir haben bisher die absolute Grösse überhaupt nicht in die Charaktere aufgenommen. Wie aber der Uebergang von echten Trichomen zu Emergenzen ein sehr allmählicher ist, so sind in der That gewisse Emergenzen sogar in der streng acropetalen oder um ein eigenes Centrum cyklisch oder spiralig angeordneten Entwicklungsfolge der Bildung von Phyllomen an Caulomen gleich; diese haben daher für die betreffenden Pflanzen thatsächlich den Werth einer subordinirten Sprossungsklasse. Beispiele solcher Emergenzbildungen sind durch neuere Arbeiten von SUCKOW, UHLWORM, DELBROUCK, namentlich aber von WARMING bekannt geworden.

Ein sehr schönes Beispiel dafür liefert die Gattung *Drosera*; in der Abhandlung über die insektenfressenden Pflanzen von mir ist in Figur 2 der Bau dieser zu den Digestionsdrüsen physiologisch gehörenden Emergenzen dargestellt und beschrieben; dieselben entwickeln sich auf der Oberfläche der Lamina in concentrischen Curven, deren äusserste der Blattrand selbst ist.

Solche Emergenzen sind aber selten; am häufigsten nehmen dieselben die Form sehr starker und stechender Haare an, und führen alsdann den Namen **Stacheln (Aculei)**. Zwischen echten Haaren und echten Stacheln ist kein Unterschied zu finden, der nicht durch zahlreiche Uebergänge vermittelt würde; solche Uebergänge lassen sich an einem und demselben Spross in unmittelbarster Nachbarschaft beobachten. So sind z. B. die *Cocoineae aculeatae* eine Abtheilung der Palmen, auf deren Blattstielen eine sehr grosse Mannigfaltigkeit von Haaren und Stacheln auftritt; einige, wie z. B. das in Gewächshäusern nicht seltene *Astrocaryum rostratum* zeigt die Stacheln von vierzölliger Länge bis zu kleinen Borsten herab, und zwischen ihnen befinden sich echte, einzellige Haare aus derselben Epidermis hervorgesprosst, alle regellos durcheinander. Etwas Aehnliches zeigen die Brombeeren, an deren jungen Stengeln ein Gemisch von Stacheln und Haaren mit Drüsenköpfen häufig ist. Auch bei den Rosen lässt sich dies beobachten, nur fehlen dort, wo die Haare überhaupt seltener sind, die Uebergänge zwischen den grossen und hakenförmig zurückgebogenen Stacheln und den Drüsenhaaren. An den Blattrippen und Peitschen (d. h. den Endigungen der Blattrippen) vieler zu der Tribus *Calameae* gehörender Palmen finden sich dicke, geschwollene Emergenzen von der Form einer Hand mit ausgestreckten, spitzen Fingern; diese entsprechen als Emergenzen den früher genannten zusammen-

gesetzten Haaren, sind aber zugleich noch lehrreich dafür, dass die zwischen ihnen herrschenden Abstände gegen die Spitze hin successiv kleiner werden, und ebenso ihre Grösse; solche Erscheinungen sind oft typisch für ganze Tribus und Familien, und verdienen daher um so mehr Beachtung von Seiten der natürlichen Systematik, als diese in aussergewöhnlichen Sprossungen die bequemste Handhabe für positive Charaktere findet.

Sehr grosse und regelmässig gestaltete Emergenzen findet man an den Blatträndern von *Agave* und verwandten *Liliifloren*; man sollte dieselben fast mit Einschnitten der Lamina (Sägezähnen oder dergl.) vergleichen, wenn dieselben nicht in der Familie überhaupt fehlten und jede Emergenz in eine stechende Spitze ausliefe; hier ist der Name Emergenz am rechten Platz. Dieselbe regelmässig zweizeilige Stellung der Emergenzstacheln ist eine häufige Erscheinung an Fächerblättern aus der Palmentribus *Sabaleae*, z. B. an *Chamaerops humilis* und den Arten der Gattung *Livistona*, überhaupt an dorsiventral gebauten Sprossungen. An den Blättern der verwandten Familie der Pandanaceen sowie an vielen Bromeliaceen ist der ganze Blattrand jederseits mit in regelmässigen Intervallen auftretenden und fast gleichgrossen Stacheln besetzt, die den Blättern neben ihrer Form einen sehr charakteristischen Eindruck verleihen; aber hier ist die Form der Stacheln in allen Stücken gewöhnlichen Haaren schon sehr ähnlich, zumal wenn man an die Bewimperung der Blattränder denkt. Gehen wir in der Dimension noch weiter herab, so sinken endlich die zusammengesetzten Emergenzen zu sehr kleinen einzelligen Gebilden herab, welche sich mit dem blossen Auge kaum, durch das Gefühl dagegen leicht wahrnehmen lassen; es sind dies die scharfen Blattränder (Folia scabra), bei denen alle am Rande gelegenen Zellen eine kurze, gleichmässig vorgestreckte Ausstülpung nach aussen besitzen, meist verkieselt oder verkalkt und an Form den Zähnen kleiner Metallsägen ähnlich. Solche Scabritäten können auch über die ganze Epidermis zerstreut stehen, sind aber an den Blatträndern wenigstens am besten sichtbar und am leichtesten fühlbar; die Blätter vieler Gramineen und Cyperaceen können dafür als Beispiel dienen, noch schöner die steifen Blätter der (der *Agave* verwandten) centralamerikanischen Gattung *Dasylirion*, deren Scabritäten im Stande sind, Holz zu sägen. — Man sieht, dass besonders monocotyledone Familien eine reiche Fülle dieser Emergenzbildungen von einer entwicklungsgeschichtlich von kleinen Haaren nicht unterscheidbaren Grösse bis zur Länge kräftiger Zweige aufwärts darbieten. Auf die letzteren werden wir in dem Kapitel über Dornen nochmals zurückkommen; nur das sei gleich hier bemerkt, dass nie die Grösse der Stacheln darüber entscheiden darf, ob man sie als Stacheln oder Dornen bezeichnen soll, sondern nur die Sprossungsfolge und also die Stellungsverhältnisse, während das äussere Verhalten beider sonst fast gleich ist. — Die Terminologie negirt in den Beschreibungen der Phanerogamen das Vorhandensein von Stacheln mit inermis, das von Scabritäten mit laevis.

Entwicklungsfolge der Emergenzen. — Eine streng nach einer Richtung durchgeführte Entwicklungsfolge, oder, was dasselbe sagen will, eine durchgeführte Spiralstellung ist bei Emergenzen sehr selten, kommt aber gelegentlich vor und zwar bei Sprossungen aus Phyllomen am regelmässigsten. Schon die Digestionsdrüsen am *Drosera*-Blatte zeigten ein ähnliches Verhalten; nirgends aber ist dasselbe wol so ausgeprägt wie bei den Schuppen-Emergenzen an den Ovarien und Pericarpien der Palmentribus *Lepidocaryinae*. Die Fig. 36, I (unter der Blüthenmorphologie) zeigt einen Durchschnitt vom Fruchtknoten einer amerikanischen Fächerpalme; derselbe lässt die übereinandergreifende Lagerung der Emergenzen deutlich erkennen, natürlich ohne die Spiralfolge zeigen zu können. Dieselbe lässt sich an Längsschnitten und bei Betrachtung des ganzen Germens sogleich als streng spiralig und auf den ersten Blick den Tannenzapfen-Schuppen sehr ähnlich erkennen, nur mit dem Unterschiede, dass sich die Spirale acrofugal entwickelt, und nicht acropetal wie bei den Coniferen; denn die Schuppen überdecken sich von oben nach unten hin, nicht (wie sonst) umgekehrt. Es ist schon von A. Braun darauf hingewiesen und von mir an einer anderen Stelle (Botan. Zeitg. 1877, pag. 613, 617) auseinandergesetzt, dass diese acrofugale oder basipetale Entwicklungsfolge in einem nach regelmässigen und auf bekannte

Weise bestimmbaren Stellungsverhältniss besonders dadurch interessant ist, dass sie an einem aus drei mit einander innig verwachsenen Phyllomen gebildeten Sprosscyklus genau so stattfindet, als ob derselbe eine einheitlich gebildete Achse wäre. Es kann dies als ein Beweis mehr dafür angesehen werden, das die mechanische Auffassung SCHWENDENER's in Bezug auf die Spiralstellung der Phyllome die richtige sein muss, da der Bildungsplan der drei Phyllome für sich (ohne die stattgefundene und thatsächlich vorhandene innige Verwachsung) verlangen würde, dass die Schuppen um die Medianlinie jedes der drei Phyllome angeordnet wären.

Es ist hier noch von Interesse, dass diese Schuppenfrüchte abgesehen von den inneren Verschiedenheiten äusserlich im Arrangement der Schuppen genau den Eindruck machen, wie die Zapfen von Coniferen; dennoch schreiben wir den Schuppen (abgesehen von der verschiedenen Function) eine ganz verschiedene morphologische Bedeutung zu, nennen sie Emergenzen (resp. Trichome) im ersteren, Phyllome im anderen Falle. Es rührt dies nur von der Verschiedenheit des sie erzeugenden Stammorganes her, welches im ersteren Falle ein Cyklus von drei Phyllomen, im letzteren eine Caulomachse ist. Zu solchen Consequenzen führt die Charakterisirung der Phyllome, dass diese nicht neue Sprossungen selbstständig bilden können sollen, die ihnen gleichwerthig sind; sonst würden wir unbedenklich die Emergenzen der gepanzerten Palmenfrüchte auch Phyllome nennen können. Wir sehen daraus, dass die örtlich-bestimmende Morphologie, welche die Spross- und Entwicklungsfolge zunächst im Auge hat, nicht immer im Einverständniss mit einer ganz naturgemässen und nicht doctrinären Auffassung operirt.

Kapitel 2.

Specielle Morphologie der Caulome und Phyllome.

Die Wurzeln. — Wenn wir nach der allgemeinen Anordnung der Sprossungen und nach der Schilderungen von Einzelheiten, welche an allen gemeinsam auftreten können, die ersten von uns unterschiedenen Sprossungsklassen speciell betrachten wollen, so müsste diese naturgemäss sowol Rhizicome als Caulome und Phyllome behandeln. Allein die ersteren haben für sich betrachtet so wenig organographische Verschiedenheiten, dass sich kaum etwas Wichtiges von ihnen sagen lässt, wenigstens nicht dann, wenn es sich um die äussere Gliederung handelt. Die vergleichende Anatomie findet in den Wurzeln ein reiches Beobachtungsmaterial, hat sich mit der Einleitung ihres Dickenwachsthums in den verschiedenen Klassen der Phanerogamen zu beschäftigen und hat zu zeigen, wie aus der anfangs so verschieden vom Stengelbau organisirten Hauptwurzel bei verholzenden Dicotyledonen und Coniferen später ein dem Stamm innerlich und äusserlich so durchaus ähnliches Gebilde wird, welches zwar immer durch die Abwesenheit von Blättern charakterisirt ist in allen seinen Theilen, aber doch auch wie der Holzstamm selbst adventive beblätterte Zweige ausbilden kann. Es genügt hier darauf hinzuweisen, dass die Wurzel ihren anatomischen Specialcharakter durch secundäres Dickenwachsthum verliert und dem Stammbau ähnlich wird, sich auch verdickt wie dieser. Es ist ferner von systematischem Werthe, dass eine solche Umbildung der Wurzeln wol bei Dicotyledonen und Gymnospermen, nicht aber bei Monocotyledonen stattfindet, da bei letzteren die primär angelegte Hauptwurzel bald nach der Keimung in der Entwicklung stehen

bleibt und meistens durch seitliche Wurzeln ersetzt wird; ein Unterschied, der sehr wichtig wäre, wenn nicht bei sehr vielen Dicotyledonen ganz dasselbe stattfände. Sonst herrscht in der Ausbildung der Wurzeln, soweit sie nicht im Zusammenhange mit den Eigenschaften der sie bildenden Caulome steht, eine grosse Gleichförmigkeit, welche wol durch die Gleichförmigkeit der äusseren Einflüsse, unter welchen sie stehen, bedingt wird. Zwar haben viele seitenständige Luftwurzeln (welche hoch oben entspringen müssen, wenn der sie bildende Stamm ein kräftig aufwärts gerichtetes Wachsthum hat), Eigenthümlichkeiten in ihrer Organisation als Schutzeinrichtung (peripherische Lagen von Spiralzellen bei Orchideen und Araceen etc.); allein diese gehören der Anatomie und nicht der äusseren Gliederung an. Es ist daher in Bezug auf letztere kaum möglich, einen eigenen Theil dieses Kapitels daraus zu bilden, sondern wir werden nur einige Specialschilderungen der Caulome dadurch zu vervollständigen haben, dass wir auch der von ihnen ausgehenden Wurzeln dabei gedenken. Stengel und Blatt dagegen bieten für sich allein betrachtet eine Fülle von Verschiedenheiten, welche wir jetzt der Reihe nach zu entwickeln haben.

a) Die Caulome.

Form des Stengelquerschnitts. — Bei der Abhängigkeit, in der die Caulome als axilläre Sprossungen der Phyllome sind, muss, zumal bei Berücksichtigung der mechanischen Einflüsse der SCHWENDENER'schen Theorie, die Gestalt der jugendlichen, Blätter entwickelnden und tragenden Stengel nicht unwesentlich durch die Blattstellung selbst beeinflusst werden, während sie nach dem Abfall der Blätter und bei fortdauerndem Dickenwachsthum sich selbst überlassen die Spuren der Blattinsertionen allmählich verliert und höchstens noch durch die Stellung der Aeste anzeigt. Die Querschnittsform noch grünender Stengel wird daher in den Fällen, wo eine complicirte Spiralstellung dichter gestellte Blätter an einander reiht, eine rundliche sein, und da die meisten Pflanzen solche Spiralstellungen von $\frac{2}{5}$ an aufwärts haben, so sind die walzenförmigen Stengel am häufigsten (Caulis teres der descriptiven Botanik). Schon bei den niedrigen Spiralen $\frac{1}{2}$ und $\frac{1}{3}$ aber wird, sofern der Stengel den Blattknoten Einfluss auf seine Querschnittsform gestattet (wie es mehr oder weniger stets der Fall ist), sein Durchschnitt drei- oder zweikantig sein (C. trigonus und anceps der Terminologie), und so sehen wir denn auch solche zweischneidige Stengel bei vielen Gräsern und anderen zweizeilig beblätterten Pflanzen auftreten, die dreikantigen Stengel dagegen als eine sehr häufige Form der Cyperaceen, u. s. w. Aehnlich verhält es sich bei Pflanzen mit cyklisch oder in Wirteln angeordneten Blättern; bei decussirter Stellung ist der vierkantige Stengel (C. tetragonus oder quadrangularis) häufig, für manche Familien, wie z. B. die Labiaten, sogar Regel. Es hängt nur davon ab, wie sehr der Stengel im Verlauf seiner ganzen Internodien den Einflüssen des Knotens selbst nachfolgt; es können also wol auch bei decussirter Blattstellung die Internodien selbst rundlich sein, aber niemals alsdann z. B. drei- oder fünfkantig, weil dies dem Einfluss der Blattknoten geradezu conträr wäre.

Die Gattung *Hypericum*, welche opponirt-decussirte Blätter hat, bietet mit mehreren bei uns sehr gemeinen Repräsentanten hübsche Beispiele dafür, wie verschieden stark der Einfluss der Blattknoten auf die Stengelglieder sein kann. Bei *H. perforatum* und anderen läuft von jedem Blattpaar nur ein schmaler Streif am Internodium entlang, der aber aufhört, wenn ein neues kreuzweis gestelltes Blattpaar ebenfalls seine mit den vorigen gekreuzten Streifen entlang sendet;

jedes Internodium ist daher nur zweischneidig, aber die Kanten jedes Stengelgliedes stehen mit denen des nächst unteren und oberen gekreuzt. Dies ist ein durchaus anderes Verhalten, als wenn die Zweischneidigkeit von der Spirale $\frac{1}{2}$ herrührt, wo nämlich dann die beiden herablaufenden Streifen durch alle Blattknoten durchgehen; der terminologische Ausdruck ist dafür in beiden Fällen derselbe, aber die verschiedene Blattstellung macht den realen Unterschied schon von selbst klar, und man sollte der morphologischen Genauigkeit halber die Stengel von *H. perforatum* als decussirt-zweischneidig beschreiben. — Bei *H. quadrangulum* dagegen und anderen laufen die von jedem Stengelknoten herablaufenden Kanten durch das nächst obere und untere Internodium hindurch, bis sie auf ein correspondirendes Blattpaar treffen, welches die Kanten für sich schon weiter fortsetzt; der Stengel ist also vierkantig. Bei *H. tetrapterum* sind die Kanten so stark ausgebildet, dass sie als Flügel am Stengel auftreten; daher der Speciesname. —

Wenn das Blatt durch mehrere Internodien hindurch seine Anwesenheit durch einen herablaufenden Streifen verräth, so nennt man es Folium decurrens; nach oben erstrecken sich die Streifen nicht, da sie dem späteren internodialen Strecken der zuerst sehr kurzen Stücke zwischen je zwei Blattinsertionen ihre Gegenwart verdanken. Herablaufende Blätter zeigen sehr schön viele Distelarten, deren Spiralstellung und gestreckte Internodienlänge zusammen mit der Bestachelung der Blattflügel eine bequeme Beobachtung erlauben.

Streckung und Richtung der Stengel. — Die Internodienlänge selbst ist dann für die Gestalt der Pflanzen sehr maassgebend; sie kann eine so geringe sein, dass die Hauptachse sich kaum über den Erdboden erhebt, obgleich sie Blatt auf Blatt, zu einer dichten »Wurzelrosette« zusammengedrängt, aus sich entwickelt. Die beschreibende Botanik spricht in diesem Falle von Plantae acaules, obgleich natürlich eine Hauptachse, ein centrales Caulom und oft noch verkürzte Zweige vorhanden sind; sie will also den Begriff Caulis nur grünenden und gestreckte Internodien übereinander entwickelnden Achsen zuertheilen. In der Regel treiben die vorher geschilderten Pflanzen aus ihrer Blattrosette gestreckte Blüthenstengel hervor, behalten also die Stauchung ihrer Achse nur für die vegetativen Entwicklungen; und sehr oft ist in dem Falle der Blüthenstengel aus einem sehr langen Internodium gebildet, der Blüthenschaft (Scapus) heisst. — Viel seltener kommt es vor, dass Pflanzen ihre unteren Internodien strecken und die oberen wieder stauchen, also einen Blattschirm, aus vielen gedrängten Blättern gebildet, auf der Spitze eines langen, aber nur schwach beblätterten Stengels tragen; man findet diesen Fall fast nur bei Sumpf- und Wasserpflanzen, deren Stengel die Aufgabe haben, die Blätter durch die niederen Wasserschichten hindurch rasch zur Entwicklung zu bringen und sie über dem Wasserspiegel sich in der Luft ausbreiten zu lassen. Dafür können zahlreiche Cyperaceen als Beispiel dienen, z. B. die *Papyrus*-Staude und der schon bei der Blattstellung erwähnte *Cyperus alternifolius*. — Es ist Mode geworden, die knotig durchgegliederten Stengel der Gräser, welche sich durch steife Streckung der Internodien bei beträchtlicher Länge und ferner durch Hohlheit auszeichnen, Halme (Culmi) zu nennen, obgleich sie sich nur anatomisch von anderen knotig gegliederten und hohlen Stengeln unterscheiden.

Die oben erwähnte Anisotropie (SACHS, l. c.) ist für die Gestaltung der Stengel und ihrer späteren Umbildungen im grössten Maassstabe wichtig, lässt sich nur leider einstweilen noch zu wenig auf bestimmte präcise Begriffe zurückführen und mittelst derselben beschreiben, da die orthotropen Sprossungen nur eine Linie bezeichnen, die plagiotropen alle übrigen. Geometrisch lassen sich complicirt-zusammengesetzte Pflanzenkörper leicht beschreiben durch Anführung der absoluten Maasse (Internodienlängen und Auszweigungswinkel), und auch

ohne solche direkte Maassbestimmungen kann durch einfache Bezeichnungen und Vergleiche eine weniger genaue Beschreibung leicht erzielt werden.

Aber auch die Hauptachse selbst bedarf absoluter Richtungsbestimmungen; denn die Orthotropie derselben erleidet bei sehr vielen Pflanzen eine Ausnahme.

Man sollte die aufrechten Stengel (als Hauptachsen), welche die Terminologie als C. erectus bezeichnete, der von SACHS gemachten Eintheilung zu Folge als orthotrope bezeichnen und dazu die nicht vertical gerichteten in Gegensatz bringen. Nicht selten ist die Basis des Stengels horizontal auf der Erde niedergestreckt und erst die oberen Internodien, namentlich die der Blüthenregion vorhergehenden, werden orthotrop: C. adsendens; oder es liegt der ganze Stengel auf seinem Substrat, wo dann auch gewöhnlich die Blattstiele durch Drehung aus ihrer gewöhnlichen Spiralstellung abgelenkt werden: C. procumbens; erst wenn bei dieser Lage des Stengels aus seinen Internodien fern von der Hauptwurzel (welche auch bald verloren gehen kann) regelmässig Seitenwurzeln hervorbrechen, die gewöhnlich reihenweise hinter einander neben einem Blattknoten und zwar rückwärts von demselben entstehen, so bezeichnet man dies als das Kriechen des Stengels: C. repens; ist der Hauptstamm aufrecht oder überhaupt verkürzt, entsendet er aber aus den Achseln seiner Wurzelrosette kriechende Zweige, welche die Mutterpflanze weithin vegetativ vermehren, so heisst er: C. sarmentosus.

Viele Stengel streben aufwärts und haben ein energisches Längenwachsthum, so dass sie in kurzer Zeit bedeutende Höhen zu erreichen vermögen, sind aber im inneren Bau zu schwach, als dass sie sich an sich selbst zu stützen vermöchten. Um sich fest und sicher an andere orthotrop gerichtete Pflanzen anzulehnen, stehen diesen schwachstengeligen Pflanzen zwei Wege offen: das Winden und das Klettern. Der Caulis volubilis bildet aus seinen aufwärts wachsenden Internodien selbst enge Spiralwindungen, welche sich um kräftigere Stengel anderer Pflanzen herumschlingen; es sei darauf hingewiesen, dass das Winden auf bestimmte Wachsthumsursachen zurück zu führen in neuerer Zeit von der mechanischen Physiologie vielfach in Angriff genommen ist. Die Richtung der Spiralwindungen kann sowol nach rechts als nach links herum laufen, ist zwar für viele Gewächse constant, kann aber auch an demselben Stengel umdrehen. Die Windungsrichtung ist in doppelter Weise bezeichnet worden: einmal, indem man sich als Beobachter in die Centralachse des stützenden Gegenstandes versetzt, um welchen die Windungen ausgeführt werden, und dabei zusieht, ob die Windungen von links nach rechts oder umgekehrt aufsteigen; bei der zweiten Beobachtungsmethode beschaut man den gewundenen Stengel von aussen und entscheidet darüber, ob die dem Beobachter zugewendeten Spiralhälften von rechts nach links oder umgekehrt aufsteigen. Daraus ergiebt sich, dass die Bezeichnung »dextrorsum und sinistrorsum volubilis« bei beiden Methoden gerade eine entgegengesetzte wird, und wenn man überhaupt auf die Richtung Gewicht legt, so ist eine einheitliche Bezeichnung der Kürze wegen nothwendig. Es hat daher A. DE CANDOLLE in einer kleinen Abhandlung: »Sur la désignation de la direction des spires dans les plantes« [Bulletin de la Soc. botan. de France, XXIII, pag. 192] die Vorzüge der ersteren Beobachtungsmethode erläutert und mit Recht die Botaniker aufgefordert, sich dieser allein zur Richtungsbestimmung zu bedienen.

Der Caulis scandens dagegen vollführt sein Klettern nicht durch Windungen seiner Hauptachse, welche zwar schwach und biegsam, aber doch ziemlich

gerade gestreckt ist und in ihrer Form sich der Unterlage und den Stützpunkten accommodirt. Den Halt verleihen dabei von dem Hauptstengel, resp. von den der Stützung bedürftigen Aesten ausgehende Hülfsapparate, deren wir im Kapitel über die Metamorphose der Organe genauer erwähnen werden. Es sind namentlich Wickelranken (hervorgegangen aus Blättern oder Zweigen), welche die stützende Pflanze umschlingen, wie es beim Winden die Hauptachse selbst thut, und dadurch die kletternde Pflanze an eben so viel Punkten fest aufhängen, als Ranken um die Stützpflanze geschlungen sind. So klettern z. B. Erbsen, Wicken und der Wein. Bei anderen Pflanzen bilden sich andere Haftorgane aus, z. B. Stacheln und Dornen, welche sich in den Stützpflanzen festhaken; so klimmen Kletterrosen mit bogig zurückgekrümmten Stacheln an den dünnen, schlanken Zweigen in Gebüschen und sogar an Mauern empor; die Palmengattung *Calamus*, *Daemonorops* u. a. bilden undurchdringliche Dickichte in den Djungels der Alten Welt durch bestachelte Stämme mit Blättern, an denen die Mittelrippe zurückgekrümmte Stacheln von der schon oben erwähnten Form trägt und durch Ausbildung von axillären, dicht bestachelten »Flagellen«. Dagegen klettert die amerikanische Gattung *Desmoncus* mit zurückgekrümmten Dornen, welche an der Blattrippe an Stelle der obersten Fiederchen stehen. — Der Epheu dagegen klettert mit adventiven Wurzeln hoch an Mauern und Bäumen empor, kann aber auch eben so gut auf horizontaler Fläche (Waldboden) kriechen, sobald die Einflüsse auf die Wachsthumsrichtung seines Stengels (welche von SACHS, Arbeiten des bot. Instit. zu Würzburg, Bd. II. Heft 2, nochmals genau untersucht sind) dies bewirken. —

Superponirte, monopodiale und sympodiale Verzweigungen. — Schon oben sind die Verzweigungsarten der Caulome in ihrer Abhängigkeit von der Phyllotaxis und Blattentwicklung dargestellt worden; wir haben hier eingehendere Untersuchungen über die Stellungsverhältnisse der gewöhnlichen Zweigbildung, d. h. der axillären, anzustellen. Zunächst sei bemerkt, dass die Fähigkeit der Blattachsel, unter Umständen einen Zweig in sich hervorgehen zu lassen, sich in der Regel nur auf einen einzigen Zweig erstreckt, aber auch nicht immer. So bildet nach FRANK die Blattachsel von *Rubus* zwei Zweigknospen aus; ein noch viel ausgeprägteres Beispiel aber liefert die als Zierstrauch so oft verwendete *Aristolochia Sipho*. Die winterlichen Stengel einjährigen Alters zeigen bei diesem Schlinggewächs grosse, hufeisenförmig umrandete Narben der abgefallenen Blätter, und in der Mittellinie dieses Hufeisens stehend eine wechselnde Zahl von 5 bis 3, selten von mehr oder weniger kleinen und ruhenden Zweigknospen; dieselben haben ungleiche Grösse: die oberste, in der eigentlichen Achsel des nun abgefallenen Blattes entwickelt, ist die grösste und entwickelt sich auch im Frühjahr zuerst; die nach unten hin auf der Blattnarbe angelegten Knospen werden successive kleiner, entwickeln sich später und liefern auch beim Austreiben Zweige von um so geringerer Grösse, je weiter sie nach abwärts gerückt sind. Auch über dieses nicht sehr häufige Verhalten belehrt uns die Abhandlung GOEBEL's [l. c.] als über eine durch selbständige Verzweigung erklärte Erscheinung; man nennt solche Achselsprosse superponirt.

Um zwei charakteristische Verschiedenheiten in der axillären Sprossbildung unterscheiden zu können, wollen wir dieselben an einer Modification des Stengels untersuchen, wo sie in ausgezeichneter Mannigfaltigkeit auftreten. Diese Modification ist das Rhizom (auch wol mit dem schlechteren deutschen Ausdruck Wurzelstock bezeichnet), welches zumal in kälteren Klimaten ein geeignetes

Mittel liefert, um während der Frostperioden einen Ruhezustand des betreffenden Gewächses zu gestatten und dasselbe unterirdisch schlummern zu lassen, wie die Laubhölzer kälterer Klimate im Winter oberirdisch einen besonderen Ruhezustand zeigen. Das Rhizom besitzt also physiologisch die Eigenschaften eines Holzstammes und ist eine unterirdisch mehrere, oft viele Jahre hindurch fortlebende Caulombildung, welche aus der Hauptachse der keimenden Pflanze direkt oder indirekt ihren Ursprung genommen hat. Es geht dabei in der Regel die Hauptwurzel verloren und wird durch Seitenwurzeln ersetzt, welche aus dem Rhizom der ganzen Länge nach hervorbrechen; die Zeichnung von *Neottia* in Figur 5 (pag. 607) ist ein solches Rhizom mit Seitenwurzeln im Winter. Es ist Princip für die Lebenserhaltung des Rhizoms, seine Hauptachse nicht zur kräftigen oberirdischen Entwicklung zu bringen, weil dort nur der fortgesetzte Verholzungsprozess und ein Dickenwachsthum die Lebenserhaltung bewirken kann, während das Rhizom das eigenartige Leben eines Individuums mit geringeren Mitteln und, ohne grosse Dimensionen anzunehmen, erhalten soll. Dazu staucht es nun entweder seine Internodien und producirt nur Rosettenblätter, wenn die Rhizomachse eine mehr oder weniger orthotrope Richtung besitzt; dafür können die Primeln als Beispiel dienen. Oder es wächst unterirdisch in horizontaler (plagiotroper) Richtung weiter, dabei jeweilig die Stelle im Boden wechselnd, indem es an den älteren Theilen um eben so viel abstirbt, als es an der Spitze fortwächst; da aber bei dieser Wachsthumsweise zunächst nur eine unterirdische Ernährungsweise stattfinden könnte, so muss das Rhizom oberirdische, zu seiner Achse senkrecht und also orthotrop gestellte Blätter oder Zweige mit Blättern aussenden, um vegetativ für die Ernährung ergänzend zu wirken, und zur Blüthenbildung müssen stets oberirdische Zweige gebildet werden. Nur die oberirdischen Blätter entwickeln sich zu normaler Grösse und Form und enthalten Chlorophyll (sofern die Pflanze kein Parasit oder Saprophyt ist); die unterirdischen Phyllome dagegen, welche dem Rhizom als Caulom nicht fehlen dürfen, bleiben verkümmert, fleischig (zur Aufnahme von Reservestoffen) und bleich, und werden als Niederblätter bezeichnet; sie haben übrigens vollkommen dieselbe Entstehung und acropetale Anreihung und curvi- oder rectiseriirte Stellung, wie es von den oberirdischen Blättern auseinandergesetzt wurde.

Es giebt wenige Pflanzen, welche in der einfachsten Weise je nach Bedürfniss aus einem horizontal fortwachsenden Rhizom unterirdische Niederblätter und oberirdische, langgestielte Laubblätter austreiben und dann die Blüthenstiele als Achselsprosse der Blätter gleichfalls oberirdisch auswachsen lassen. Eine solche Pflanze der einheimischen Flora ist die überall verbreitete *Oxalis Acetosella;* das Rhizom ist mit dichten Spiralen cylindrischer, kurz abgestutzter Schuppen (Niederblätter) bedeckt, zwischen denen gelegentlich und in derselben Spirale untermischt stehend, langgestielte Laubblätter von der bekannten gedrei'ten Form stehen. Dieser Wuchs wird der Pflanze möglich durch eine sehr flache Lage des Rhizoms, welches zuweilen kaum von einer sehr dünnen Erdschicht bedeckt erscheint.

Bei den meisten Rhizomen ist die Vertheilung zwischen ober- und unterirdischen Theilen der Pflanze strenger nach Sprossungen und Jahreszeiten geordnet, indem zu Beginn der Vegetationsperiode beblätterte Achsen aus dem Rhizom über der Erde erscheinen und auch in der Regel zur Blüthenbildung schreiten. Hier handelt es sich nun um zwei Grundverschiedenheiten, welche mit der Verzweigungsart der Rhizomachse zusammenhängen: entweder ist die neu auftretende beblätterte Achse die augenblicklich vorhandene jüngste relative Hauptachse des ganzen Rhizoms, oder aber es ist nur eine von vielen Nebenachsen, welche nach

und nach aus der stets unterirdisch fortwachsenden Hauptachse des Rhizoms ausgegliedert werden. Im ersten Fall kann, da die Blüthenbildung das Leben eines Sprosses abschliesst, die zur Blüthenbildung übergehende relative Hauptachse kein längeres Wachsthum haben, sondern muss zur Erhaltung des individuellen Lebens einen Seitenspross bilden, dem nun die Fortentwicklung allein übertragen ist; man nennt daher das Wachsthum dieses Rhizoms determinirt. Im zweiten Fall kann die Hauptachse so viel blühende Seitenachsen aufwärts entsenden, als ihre eigene Vegetationskraft erlaubt; ihre Spitze selbst erzeugt nur Blätter, aus deren Achseln die zum Blühen und nachherigen Absterben bestimmten Auszweigungen hervorgehen, und der Tod der hier unzweideutig einheitlichen Hauptachse ist gar nicht aus morphologischen Gründen zeitlich bestimmt, hängt vielmehr nur von der Gunst oder Ungunst der Ernährungsverhältnisse ab; solche Rhizome heissen daher indeterminirt.

In Figur 8 sind beide Rhizome in einer häufig zu beobachtenden Form

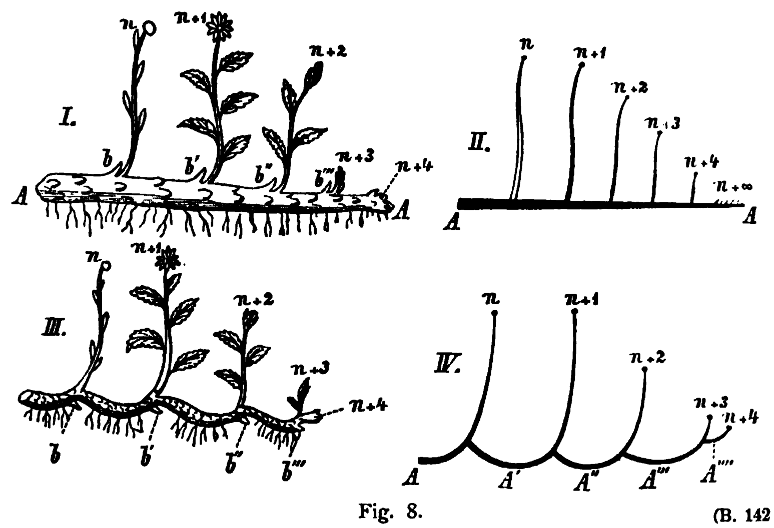


Fig. 8. (B. 142)

Schematische Zeichnungen von Rhizomen. I Indeterminirtes Rhizom; AA Hauptachse, links absterbend, rechts fortwachsend, mit Niederblättern bedeckt und Seitenwurzeln treibend. In den Achseln gewisser Niederblätter b, b', b'', b''' entwickeln sich Blüthenzweige, deren Alter den Ziffern entspricht; II. Haupt- und Nebenachsen schematisirt, ohne die Blätter. III. Determinirtes Rhizom, wie vorhin; b—b''' die Niederblätter mit den relativen Hauptachsen in ihren Achseln; IV. Dasselbe ohne Blätter, A—A'''' die aus einander hervorgesprossten Blüthenachsen, deren Blüthen n bis n + 4.

schematisch dargestellt; es ist dabei jedes Niederblatt, welches einen axillären Spross erzeugt (b), mit einer Ziffer versehen, die dem Alter der successiv auf einander folgenden Blüthensprosse (n) entspricht; es ist ferner angenommen, wie es bei vielen Pflanzen auch wirklich eintritt, dass zur Blüthezeit eines Sprosses (n + 1) der vorjährige Blüthenspross noch als Rudiment sichtbar ist (n), dass ferner die in kommenden Jahren zur Entwicklung gelangenden Blüthensprosse schon in diesem Augenblicke als blatttragende Sprosse (n + 1 und n + 2) über der Erde stehen, wogegen die jüngsten Sprosse (n + 3 und n + 4) nur als kleine Knospen in den Achseln ihrer Tragblätter sichtbar sind. In der Mehrzahl der Fälle sind zwei Blüthengenerationen zugleich sichtbar (oder auch drei, falls die verblühte noch Rudimente zurückgelassen hat), nämlich der augenblicklich blühende

Spross und die Anlage desselben für das nächste Jahr; letztere hat schon alle Elemente des Blüthenstengels selbst unterirdisch entwickelt und in kleinen Anlagen vorgebildet, so namentlich auch schon die Blüthenknospen. Ein solches Rhizom (determinirt) von zwei gleichzeitig sichtbaren Generationen zeigt Figur 5 von *Neottia.*

Der Hauptunterschied zwischen Schema II und IV der Fig. 8 ist nun der, dass in ersterem die Hauptachse (AA) gleichmässig fortlaufend ist (indeterminirt), während sie in letzterem mit jeder Blüthengeneration wechselt. Es ist daher in letzterem gar keine einheitliche Achse vorhanden, sobald man mehrere Generationen in ihrer gegenseitigen Abstammung neben einander stellt, sondern die in Schema II fortlaufende gerade Linie (AA) verwandelt sich in Schema IV in eine aus verschiedenen Achsenstücken, Fussstücken oder Podien zusammengesetzte auf- und absteigende Linie. Es ist nun diese Verzweigungs- resp. Achsenverschiedenheit nicht etwa den Rhizomen eigenthümlich, sie ist in der Blüthenregion ebenfalls ausserordentlich wichtig, kommt auch wol in der Region laubtragender oberirdischer Stengel gelegentlich zur Geltung, obgleich die dafür angesehenen Fälle auch andere Deutungen zulassen. Man knüpft daher an die Bezeichnung »Podium« für Achse oder Achsenstück die generelle Benennung, Monopodium für den Fall, in dem die Hauptachse ein unbegrenztes Wachsthum hat und Zweige successiv entwickelt, die niemals ihren Charakter als Zweige verlieren; Sympodium dagegen für den Fall, in dem die Hauptachse selbst ihr Wachsthum in einer aus morphologischen Rücksichten ersichtlichen Zeit einstellt und vor ihrem Absterben Zweige oder wenigstens einen Zweig gebildet hat, der nach ihrem Tode selbst das Aussehen und die Functionen der Hauptachse übernimmt, aber gleichfalls in der nächsten Periode absterben wird.

In Fig. 8 ist noch ein sehr wichtiger Unterschied leicht ersichtlich, der zur Charakterisirung der beiden Rhizomarten dient, und welcher in der Stellung der Tragblätter (b—b'''') ausgedrückt liegt. Beim indeterminirten (monopodialen) Rhizom nämlich fällt jeder Blüthenspross zwischen Tragblatt und Achsenstück, beim indeterminirten (sympodialen) Rhizom dagegen fällt jedes neue Podium zwischen Blüthenspross und Tragblatt. In dem Schema konnte dies nicht besser ausgedrückt werden, als dass in I alle Tragblätter an der Oberseite des Monopodiums, in III dagegen alle an der Unterseite des Sympodiums gestellt sind. Der Grund ist selbstverständlich: die Blüthensprosse des indeterminirten Rhizoms sind Zweige, die nicht zur eigenen vegetativen Reproduction bestimmt sind; dagegen sind die Blüthensprosse des determinirten Rhizoms zugleich die vegetativen Lebenserhalter des betreffenden Individuums und entwickeln daher selbst in den Achseln ihrer unterirdischen Phyllome axilläre, zum Fortentwickeln bestimmte Knospen. Man kann hieraus leicht ersehen, dass auch Uebergänge zwischen determinirtem und indeterminirtem Fortwachsen entstehen können, wenn z. B. einer der in I gezeichneten Blüthensprosse selbständig in der Achsel eines seiner unteren Blätter einen neuen Spross anlegte, der nach seinem Tode sich unabhängig vom Fortwachsen der Hauptachse weiter entwickelte; dadurch würde nicht nur die Erhaltung des Individuums, sondern auch seine Vermehrung auf vegetativem Wege erzielt werden, und so kommt es in unzähligen Fällen in der Biologie unserer Stauden wirklich vor. Auch die determinirten Rhizome können selbständige Knospen in Mehrzahl bilden; jede Verzweigung aus mehr als einem Niederblatt muss die Zahl der Wachsthumsachsen dauernd vermehren, sofern die neugebildeten überhaupt lebenskräftig sind. Daher rührt die grosse Anhäufung

vieler Stauden auf einem einzigen Punkte, wo eine grosse Zahl locker oder innig zusammenhängender Sprosse dicht gedrängt sich fortentwickeln; so bald nur die Internodienlänge derselben unbeträchtlich ist, muss eine Rasenbildung eintreten, wie wir es bei Gramineen und Cyperaceen (bei letzteren beispielsweise sehr schön bei *Eriophorum*, *Scirpus caespitosus* etc.) so häufig finden. Wenn dagegen die axillären Sprosse, namentlich bei monopodialer Verzweigung, durch lange Internodienbildung ihrer selbst von ihrem Ursprungsorte rasch und weit entfernt werden, so tritt an Stelle der Rasenbildung eine solche von Ausläufern ein (Stolones, Soboles). Dieselben sind im Stande, sich selbständig durch Bildung von Seitenwurzeln zu ernähren, und es pflegen dann später die Verbindungsachsen zwischen Mutter- und Tochtersprossen, oder Mutter- und Tochterpflanzen vegetativer Art, abzusterben. So sieht man es sehr schön bei den Erdbeeren, deren niedergestreckte Ausläufer zugleich ein ausgezeichnetes Beispiel von Anisotropie liefern, da die an der Spitze sich entwickelnden Tochterpflänzchen sogleich während ihrer Bewurzelung aufrecht wachsen (SACHS, Arb. d. botan. Inst. in Würzburg, II. pag. 261). Solche weithin gestreckten Ausläufer hat man wol Flagella genannt; es genügt aber die Bezeichnung Stolonen dafür vollkommen, und andere Benennungen ausserdem anzuführen, halte ich nicht für nothwendig.

Verjüngung. — Es ist einleuchtend, ein wie verschiedenes Leben die Pflanzen führen, welche mit determinirtem, und die, welche mit indeterminirtem Rhizom perenniren, also unsere Stauden. Bei ersteren ist es gewissermaassen eine ganz neue Pflanze, welche in jedem Jahre zur Blüthe kommt; denn wie man einen bewurzelten Steckling, der als Zweig von einer blühenden Pflanze abgenommen wurde, als eigene Pflanze betrachtet, wenn er das nächste oder folgende Jahr zur Blüthe gelangt, so machen auch die Seitenknospen, welche sich am determinirten Rhizom zu eigenen Pflanzen herausbilden, und ebenso die Ausläufer anderer Pflanzen, sobald sie eben ihre eigene Ernährungsthätigkeit selbständig vollenden, auf uns den Eindruck neuer Individuen. Wir sprechen daher auch gern von ihnen als von Mutterpflanze und Tochterspross; aber Auszweigungen sind nur Theile von einem Individuum, Tochterpflanzen sind geschlechtliche Neubildungen eines oder zweier Individuen. Man sieht, dass wenn die Verjüngungstheorie von A. BRAUN irgendwo einen leicht fasslichen Untergrund hat, derselbe in solchen Pflanzen zu suchen ist, welche, wie es von *Neottia* u. a. gezeigt wurde, sich thatsächlich alljährlich verjüngen, indem immer nur eine Pflanze vorhanden ist, ganz gleich und von derselben Form, deren Alter aus keinem morphologischen Merkmale mehr ermittelt werden kann, weil das augenblicklich Vorhandene so kurze Zeit sich erhält, wie eine annuelle Pflanze, und Neues stets aus dem Alten hervorgeht ohne Erhaltung des letzteren. Stauden mit indeterminirtem Rhizom, Sträucher und Bäume machen dagegen gerade so wie ein- und zweijährige Kräuter durchaus einen einheitlich-individuellen Eindruck.

Eintheilung der Gewächse nach der Lebensdauer. — Man hat schon lange die Lebensdauer, soweit sie sich in bestimmte morphologische Erscheinungen einkleidet, zu einer Eintheilung und zu einer der bequemsten Charakterisirungen der Phanerogamenwelt benutzt, und diese Eintheilung muss auch hier nicht übersehen werden. Die alt bekannte in annuelle, bienne und perennirende Kräuter sowie in Halbsträucher, Sträucher und Bäume genügt nur für eine oberflächlichere Eintheilung, und wird bei sorgfältigerer Untersuchung und zumal bei Berücksichtigung der tropischen Pflanzen leicht als mangelhaft erkannt werden. Denn

eine Agave passt weder unter die perennirenden Kräuter noch unter die Sträucher und Bäume, ebenso viele Araceen u. s. w. BRAUN hatte daher als Hauptmotiv der Eintheilung die Einzahl oder Mehrzahl sexueller Reproduction vorgeschlagen, und die Phanerogamen darnach eingetheilt in hapaxanthische und redivive; die ersteren würden dann in ein-, zwei- und vieljährige zerfallen, und es würde z. B. Agave und ähnliche Pflanzen, welche nach langjährigem Wachsthum bekanntlich mit einer einzigen Blüthenproduction aus der Hauptachse ihr Leben abschliessen, eine vieljährig-hapaxanthische Pflanze sein. Die rediviven Pflanzen würden dann in Stauden und die verschiedenen Arten von Holzgewächsen zerfallen. Aber das Beispiel der Agave kann das Ungenügende auch dieser Eintheilung zeigen; sie und ähnliche, z. B. *Musa*, machen nämlich nicht selten oder sogar in der Regel in den späteren Jahren ihres Wachsthums Stolonen oder später sich bewurzelnde Aeste aus den unteren, in der Erde verborgenen oder der feuchten Erdoberfläche nahe gelegenen Achseln abgestorbener Blätter; diese »Tochterpflänzchen« sterben natürlich nach der Blüthezeit des Hauptstammes nicht ab, sondern sie würden auch ohne Samenproduction die Art einstweilen erhalten und können später gleichfalls blühen und gleichfalls Stolonen bilden. Wenn man nun Stauden mit determinirtem Rhizom als redivive ansehen will, so kann man consequenter Weise solche Pflanzen, wie *Musa* etc., nicht in die Klasse der hapaxanthischen bringen, wenn sie sich auch vegetativ durch Achselsprosse fortpflanzen wie erstere. Da aber diese letztere Reproductionsart eine unsichere ist, je nach Umständen stattfindet oder ausbleiben kann, so muss die vegetative und die sexuelle Reproduction getrennt zur biologischen Charakterisirung der Pflanzen verwendet werden und die Charaktere müssen Combinationen aus beiden enthalten.

I. Nach der sexuellen Reproduction scheint folgende Eintheilung als maassgebend angenommen werden zu könnnen:

1. Die Blüthenbildung nimmt die Hauptachse in Anspruch. (Verzweigung monopodial oder sympodial).
   a) Sie folgt im ersten Jahre;
   b) „ „ „ „ zweiten „ ;
   c) „ „ „ in mehreren Jahren, oft sehr vielen.
2. Die Blüthenbildung geht an Nebenachsen vor sich, welche absterben; neu gebildete Nebenachsen lassen die Möglichkeit neuer Blüthenbildung zu, dieselbe kann aber intermittiren. (Verzweigung monopodial).
   a) Hauptachse gestaucht oder plagiotrop (Stauden).
   b) „ orthotrop gestreckt, verholzend (Halbsträucher Sträucher und Bäume).

Es ist dazu noch zu bemerken, dass unter 1) die Hauptachse nicht etwa die absolute Hauptachse, sondern die relative, die augenblicklich vorhandene und als solche auftretende, bezeichnet. Es ist z. B. an determinirten Rhizomen die wahre Hauptachse nur in den allerseltensten Fällen noch zu erkennen, da sie bei einer Untersuchung meistens schon abgestorben und durch einen Seitenspross ersetzt sein wird, welcher aber an ihrer Stelle in die Rolle einer Hauptachse eingetreten ist. Die Unterschiede zwischen Stauden und Halbsträuchern etc. sind hier nur ungenügend angegeben, da ich darauf nachher noch zurückkommen werde.

II. Die vegetative Reproduction kann nun in folgender Weise zur selbständigen Eintheilung verwendet werden:

1. Die vegetative Reproduktion fehlt überhaupt.
2. Dieselbe geht durch Adventivbildungen vor sich;
   a) von Caulomen aus Caulomen;
   b) von Caulomen aus Phyllomen;
   c) von Caulomen aus Rhizicomen;
   d) durch Umwandlung von Rhizicomen in Caulome.
3. Dieselbe geht vor sich durch axilläre Auszweigungen unter gleichzeitigem Fortleben der Hauptachse oder relativen Abstammungsachse.
4. Dieselbe geht vor sich durch axilläre (seltener extraaxilläre) Auszweigung unter gleichzeitigem Absterben der relativen Hauptachse (welche in Blüthenbildung übergeht).

Auch hier könnten natürlich zahlreiche Mittelglieder zwischen diesen vier Haupttypen aufgefunden werden, und man könnte aus ihnen eigene Typen machen, wie das bei Eintheilungen in der organischen Welt stets der Fall ist. Hier genügt es aber, auf die hauptsächlichsten Verschiedenheiten aufmerksam zu machen. Es sei noch erwähnt, dass die Fälle unter 3. typisch die monopodiale, die unter 4. typisch die sympodiale Verzweigungsart besitzen; die letzteren (Fälle, wie von *Neottia* beschrieben) könnte man füglich redivive Pflanzen nennen, wenn man für sie einen besonderen Terminus suchen will, wenngleich BRAUN denselben auf viel zahlreichere Gewächse übertrug. Auch würde man leicht für jeden hier unterschiedenen Fall einen besonderen Namen wählen können, den ich jedoch einstweilen nicht für nöthig halte; in Floren oder bei ähnlichen kurzen Pflanzenbeschreibungen würden allerdings kurze Bezeichnungen wünschenswerth sein.

Ich bediene mich der beigefügten Nummern, um einige allgemein bekannte Pflanzen in ihrer Biologie zu charakterisiren. Unsere Bäume würden (vorausgesetzt, dass wir es nicht gerade mit solchen zu thun hätten, an denen Wurzelausschlag Regel ist), den Rubriken I. 2. b und II. 1. entsprechen; die berühmte Palme *Corypha Gebanga* und *Talicra* etc. dagegen, deren Hauptstamm in eine einzige colossale Blüthenrispe ausläuft und nach der Fruchtreife abstirbt, gewöhnlich ohne Ausläufer gebildet zu haben, entspricht I. 1. c) und II. 1; *Musa* dagegen, von einer den erwähnten Palmen ähnlichen Wachsthumsweise, aber vor dem Tode des Hauptstammes axilläre Stolonen bildend, muss bezeichnet werden durch I. 1. c) und II. 4. — Die annuellen Gewächse gehören fast alle unter I. 1. a und II. 1.; Stauden mit indeterminirtem Rhizom wie *Primula* gehören unter I. 2. a) und II. 3, solche wie *Monotropa* unter I. 1. b) und II. 2. c, solche wie *Carex praecox* unter I. 1. b) und II. 4., u. s. w.

Das wird wenigstens aus allem Gesagten klar geworden sein, dass die Fülle von Erscheinungen, die das Pflanzenreich in Bezug auf die Lebenserhaltung darbietet, nicht in so wenig Worten und Zeichen auszudrücken ist, wie es die ältere beschreibende Botanik that, als sie die Termini und Zeichen Plantae annuae [⊙], biennes [⊙], perennes [♃], frutices [♄] und arbores [♄] schuf, da diese nur wenige Momente herausgreifen*). Der Raum ist hier zu kurz bemessen, um näher auf die Mannigfaltigkeit des Perennirens der Stauden einzugehen, welche namentlich in kälteren Klimaten eine sehr grosse zu sein scheint. Es sei darauf

*) Es ist dies auch schon längst eingesehen und von Fachleuten hervorgehoben, z. B. von IRMISCH [zur Morphologie der monokotyl. Knollen- und Zwiebelgewächse, pag. 214 ff.]. Dort ist aber keine genügende Neueintheilung gegeben, und auch sonst nicht in mir bekannten Schriften. Dass die Localfloren und andere katalogisirende Arbeiten sich mit der alten Eintheilung bisher begnügten, ist wol nur daraus zu erklären, dass in den Zeiten, wo die Morphologie weiter ausgearbeitet wurde, fast keiner dieser Arbeiter sich zugleich an systematischen Werken betheiligte.

hingewiesen, dass eine Fülle des interessantesten Materials über diesen Gegenstand schon in den periodischen Schriften enthalten ist, soweit sie die Biologie mit der Floristik verknüpfen, und dass die Lebensgewohnheiten jeder Phanerogamen-Art so ausgesprochene sind, dass ihre Schilderung ebenso nothwendig als charakteristisch ist. —

Dazu kommt, dass die perennirenden Caulome oft noch eigenartige Formen annehmen, die, den äusseren Verhältnissen angemessen, das Ueberdauern der Vegetationsruhe erleichtern. Bei den Holzgewächsen ist die anatomische Structur des Stammes dem angemessen; bei den Kräutern dagegen pflegt das Rhizom eine fleischige Textur anzunehmen, um, durch die feuchte Erde vor übermässiger Verdunstung geschützt, in sich bei möglichst grossem Rauminhalt und bei kleiner Oberflächengrösse ein grosses Quantum an Reservestoffen aufzunehmen. Am ausgeprägtesten ist dies Verhalten bei der Knolle; es sei aber hier nur flüchtig darauf hingewiesen, da ähnliche Umbildungen zu demselben Zweck auch aus der Wurzel und dem Blatte hervorgehen können, und da das letztere in seiner Mitwirkung sogar vielfach das Caulom übertrifft. Wir werden in dem Kapitel über die Metamorphose der Vegetationssprossungen diese Umbildungen daher gemeinschaftlich besprechen.

Der Holzstamm. — Die Bildung von Holzstämmen (sie werden in der lateinischen Terminologie mit Stirps, Caudex und Truncus bezeichnet) ist dagegen hier ausführlicher zu besprechen, da sie den Caulomen entweder allein oder in erster Linie als Eigenthümlichkeit zukommen; die Phyllome sind zu Dickenwachsthum nicht im Stande, und die Rhizicome nur dann, wenn der Hauptstamm durch die direkte Verbindung, in welcher er mit der Pfahlwurzel steht, dazu Veranlassung giebt. — Die Holzstammbildung überhaupt ist fast eine Eigenthümlichkeit der Phanerogamen zu nennen; zwar ist auch die Zahl der stammbildenden Farne nicht unbeträchtlich, allein die Wachsthumsweise derselben ähnelt noch, der niederen Organisationsstufe entsprechend, mehr orthotrop fortwachsenden Rhizomen als den mit unfehlbarer Sicherheit sich zu stolzer Höhe aufbauenden phanerogamischen Hölzern. Hier herrscht die grösste Mannigfaltigkeit, so dass es schwer sein würde, bei der Aehnlichkeit in der Mannigfaltigkeit, gewisse Typen herauszugreifen, wenn nicht die anatomischen Verschiedenheiten in den drei phanerogamen Pflanzenklassen uns dazu befähigten; denn mit dem anatomischen Bau — dessen Schilderung natürlich der Abhandlung über vergleichende Anatomie überlassen bleiben muss — hängt auch der äussere Habitus auf irgend eine, oft unerklärliche Weise zusammen. Will man die Stämme durch Typen charakterisiren, welche allerdings in sich selbst noch einen grossen Reichthum von Formen besitzen, so können dazu folgende sieben dienen: 1. Arbores dicotyledoneae; 2. Sapindaceae; 3. Dracaena; 4. Palmae; 5. Bambusae; 6. Coniferae; 7. Cycadeae.

1. Die dicotylen Bäume gehen in grosser Zahl durch viele, etwa $\frac{2}{3}$ aller vorhandenen, natürlichen Familien dieser Pflanzenklasse hindurch, wenn man wenigstens die Strauchform als den Bäumen äquivalent betrachtet. Und dazu ist man gezwungen, da zwischen Strauch und Baum kein wesentlicher Unterschied besteht. Der Baumstamm (Truncus arborescens [♄]) bleibt bis zu einer bedeutenden Höhe ohne Aeste, der strauchartige Stamm (Tr. frutescens [ħ]) verästelt sich sogleich von Grund aus. Man hat es daher durch Begünstigung der Seitenachsen oder durch deren Abschneiden in der Gewalt, baumartig wachsende Arten zu Sträuchern umzubilden, oder strauchartig wachsende zu Bäumen heranzuziehen.

Auch die Sträucher und Bäume sind in sich nach Dimensionen verschieden, wachsen aber bis zu ihrem Tode gleichmässig nach oben und in den Seitenachsen fort. Dagegen bilden die Halbsträucher (Suffrutices [ђ]) den direktesten Uebergang von den Sträuchern zu oberirdisch perennirenden Stauden, da sie ein nicht unbegrenztes Höhenwachsthum haben und die gebildeten Zweige, sobald sie ein bestimmtes Alter erreicht haben, absterben lassen und durch neue ersetzen. Es liegt daher oft nur in unserer Willkür, eine Pflanze als Staude oder Halbstrauch zu bezeichnen, da der Verholzungsprozess allein nicht als Unterschied dafür dienen kann; viele Rhizome zeigen nämlich ebenso wie Halbsträucher ein mehrjähriges Dickenwachsthum und Jahresringe. — Diese bilden einen typischen Charakter dieser ersten Abtheilung von Stämmen, und sie fehlen an Bäumen solcher Gegenden nicht, die einen ausgesprochenen Absatz zwischen verschiedenen Vegetationsperioden haben; selten bilden sie sich dagegen in tropischen Klimaten ohne Ruheperiode, bisweilen sind sie auch Erzeugnisse mehrerer Jahre (Beispiele in Kunth, l. c. pag. 144) s. unten. Die älteren, inneren Jahresringe bilden sich oft zum Kernholz um (Duramen), die jüngeren, äusseren dagegen sind in dem Falle weicher und wasserreicher und führen den Namen Splintholz (Alburnum). Aber auch ohne Jahresringbildung ist das Wachsthum dieses Stammtypus ein centrifugales in concentrischen Schichten, und die Holzmasse hängt continuirlich zusammen, besteht aus Gefässen und Holzprosenchym und gehört deshalb zu dem heterogenen Holze Schleiden's. Die äusserliche Gliederung beruht auf der Entwicklung von meist sehr zahlreichen Aesten und Zweigen, in welche der Hauptstamm so allmählich sich verliert, dass seine Endigung meistens nicht sichtbar ist und die oberen Zweige nicht mehr um ihn als seitliche Ausgliederungen geordnet erscheinen. Nur in seltenen Fällen erreichen Stämme dieser Abtheilung ohne Verzweigung eine bedeutende Grösse und werden blühbar, bilden auch wol gelegentlich einen kleinen Ast aus, ohne in der Verzweigung weiter fortzufahren; dafür können Exemplare von *Carica Papaya* als Beispiel dienen. Meistens ist dieser Typus aufrecht und sich selbst stützend, doch giebt es auch eine nicht geringe Zahl von hierher zu rechnenden windenden und kletternden Stämmen.

Diese Stammklasse bringt auch typisch ihre Pfahlwurzel zur Entwicklung, und es gehört zu ihrer Charakterisirung deren Wachsthum mit hinzu. Holzbildung, Jahresringe oder concentrische Schichtungen sind dort wie beim Stamm, die Verästelung gleichfalls, natürlich nicht axillär. An den Markstrahlendigungen können die Wurzeln adventive Zweige ausbilden, die Wurzelbrut [Hartig, Anatomie und Physiol. d. Holzpflanzen, Taf. VI, Fig. 7]. Die obersten Wurzeläste sind sehr stark und breiten sich sofort im Boden horizontal aus, um die nöthige Stützung zu gewinnen. Bei tropischen Bäumen bilden dieselben zuweilen, namentlich in inundirtem Terrain, vertical gerichtete Lamellen von merkwürdig geringer Dicke im Verhältniss zur Höhe [Gaudichaud, l. c. pag. 36, 117, tab. XV. fig. 8]. — Für die Mechanik dieser Stämme ist ebenso wie für den Typus 2, 6 und 7 bezeichnend, dass die jugendlichen Pflanzen dasselbe in kleinen Dimensionen zeigen, wie die ausgewachsenen in grossen; eine junge Buche hat einen dünnen Stamm und dünne Wurzeln. Ganz anders ist es beim Typus 3, 4 und 5; eine junge Palme hat noch gar keinen Stamm. —

2. Verschiedene schlingende Hölzer tropischer Gegenden, alle den Dicotyledonen angehörig, aus den Familien der Sapindaceen, Malpighiaceen und Bignoniaceen, also aus im Systeme sehr weit dislocirten Pflanzengruppen, zeigen ein

eigenthümliches Verhalten, welches dazu Veranlassung giebt, aus ihnen einen eigenen Typus zu bilden. Der Querschnitt zeigt den wesentlichen Unterschied (vergl. DE BARY, l. c., pag. 598; die Figuren von *Serjania);* der Holzkörper dieser Lianen ist kein einheitlicher, sondern besteht aus einer grösseren centralen Hauptmasse, um welche, durch Parenchym getrennt, kleinere oder fast ebenso grosse Holzcylinder von rundlichem oder irregulären Querschnitt zerstreut angeordnet und durch einen starken, sie alle aussen umspannenden Sclerenchymring mit ersterem fest vereinigt sind. Dieselben Familien besitzen übrigens auch windende Stämme von dem normalen Verhalten des Typus 1.

3. und 4. Diese beiden Typen können hier füglich zusammengefasst werden, da ihr Unterschied ein mehr anatomischer ist: *Dracaena* besitzt nämlich secundäres Dickenwachsthum durch centrirten Cambiumring, der Typus der Palmenstämme nicht. Beide zusammen repräsentiren die Hauptmassse monokotyledoner Hölzer, die in ihrer Anatomie von Anfang an durch die Anordnung der geschlossenen Fibrovasalbündel so ausgezeichnet sind (s. die Vergl. Anatomie).

Sie kommen überhaupt nur bei wenigen Familien vor, typisch bei Palmen und Pandanaceen, bei wenigen Gattungen der Liliaceen, vielleicht noch bei einigen Araceen, wenn man deren Stamm nicht lieber als ein aufsteigendes Rhizom ansehen will. Sie bilden keine Pfahlwurzel aus, sondern stützen sich auf nur wenig in die Dicke wachsende Seitenwurzeln, welche successiv aus den älteren Stammtheilen neu austreten. Sie bilden ferner nie oder nur selten Axillarknospen zu Zweigen aus und sind daher typisch unverzweigt; sogar die Arten, welche (wie *Pandanus furcatus, Dracaena Draco* etc.) im höheren Alter sich zu gabeln oder Aeste zu bilden pflegen, haben eine so beschränkte Astzahl, dass ihr Wuchs dennoch der auf die eine oder wenigen Vegetationsspitzen des Stamms beschränkte bleibt und nie dem Vermögen der Dicotyledonen gleichkommt, die Knospen- und Astzahl unbegrenzt zu vermehren. Sehr verschieden ist das Verhalten der jugendlichen Pflanzen: sie bilden nicht etwa dünne Stämme aus (wie Typus 1), sondern verharren stammlos im Boden, immer grössere Blätter ausbildend und mit ihrer Blattrosette eine immer umfangreichere Basis im Erdboden gewinnend. Erst wenn die Blätter, die sich successive mit vergrössern, und der Umfang der Blattkrone an der bisher stammlosen Pflanze die völlige Grösse der blühbaren Pflanze erreicht hat, erst dann erhebt sich auf der gewonnenen Grundlage der säulenförmige Stamm, überall die Spuren der abgefallenen Blätter zeigend, deren vielsträngige Blattspuren seine Fibrovasalstränge liefern und sein Dickenwachsthum an den oberen Internodien bewirken.

Die wenigen Monocotyledonen des Typus 3 nähern sich durch ihr secundäres Dickenwachsthum dem Typus 1, nachdem die erste Bündelanlage nach dem Typus 4 erfolgt war. Der Cambiumring entsteht nahe am Stammscheitel (*Yucca*), oder in dem schon längst differenzirten Gewebe dicht bei den primären Strängen, aber ausserhalb derselben. Die Gattungen sind ausser *Yucca* namentlich noch *Dracaena* selbst, *Cordyline*, *Agave* und *Aloë*; auch Knollen und Wurzeln zeigen dasselbe Verhalten.

5. Die Bambusen bilden dann einen eigenartigen Typus von monocotyledonen Stämmen aus der Familie der Gramineen. Sie spriessen rasenartig aus einem vielverzweigten Rhizom hervor, welches den Aufbau zu besitzen scheint wie sonst die Gräser; auch ist ihr Stamm durch keine wesentliche Verschiedenheit von starken Grashalmen abgegrenzt, als durch seine Verholzung und seine Verzweigungsfähigkeit; die Bambusen besitzen daher keine einheitliche Blattkrone wie Typus 3 und 4, sondern beblätterte Zweige wie Typus 1; auch sind sie die einzigen

Monocotyledonen, welche man in den kleineren Formen als strauchbildend bezeichnen darf, während dem Typus 3 und 4 die wahre Strauchform fast ganz fehlt, wenn man nicht durch Stolonen aus gemeinschaftlichem Rhizom sich verästelnde niedrige Palmen dazu rechnen will; dieser Typus ist aber im wahrsten Sinne strauchig, sogar in seinen grössten Höhen, da ein Rhizom gleichzeitig neben den starken Sprossen noch zahlreiche schwächere hervorbringt.

6. Die Coniferen haben zwar sehr viele Eigenschaften im Stammbau mit Typus 1 übereinstimmend, unterscheiden sich aber sowol durch den Mangel an Gefässen in den nach dem ersten sich bildenden Jahresringen (»homogenes« Holz, nach SCHLEIDEN), als durch ein stark ausgesprochenes Bestreben, die primäre Hauptachse orthotrop gerichtet zu erhalten und die Nebenachsen, auch die primären, zu ihr in Abhängigkeit plagiotrop zu stellen. Wenn daher auch nicht die Wachsthumskraft eines Baumes dieser Klasse durch Abschneiden der terminalen Spitze leidet, so ist doch der typische Wuchs desselben dadurch auf immer zerstört, wie bei dem Typus 4. Wie viel Gewicht die Pflanze auf das normale Auswachsen der Hauptachse legt, geht schon daraus hervor, dass bei vielen Gattungen (Cupressus, Juniperus, Chamaecyparis u. a.) aus Seitenachsen (Stecklingen) gezogene Pflanzen ganz andere Blätter ausbilden, als die im normalen Wachsthum aus Samen gezogenen, was zu künstlicher Racenbildung benutzt worden ist.

7. Die Cycadeen stellen mit ihrem säulenförmigen, unverzweigten Stamme von beträchtlichem Durchmesser mit terminaler Blattkrone eine Mittelform zwischen Coniferen, denen sie wirklich verwandt sind und mit denen sie das homogene Holz und die anatomische Anordnung der einzelnen Bestandtheile gemeinsam haben, und zwischen Palmen und Baumfarnen dar, denen sie äusserlich ähneln. Die Hauptachse bleibt, sofern sie nicht verletzt wird, unveränderlich erhalten, ohne Zweige auszugliedern, kann sich aber theilen. Die Grenze bei dieser Familie zwischen solchen Arten, welche man als stammbildend bezeichnen will und den übrigen, ist unmöglich, da alle zur Stammbildung hinneigen und schon als junge Pflanzen ein knollig verdicktes oberirdisches Rhizom bekommen, aus welchem sich allmählich die Stammsäule heranbildet.

b) Die Phyllome.

Klassen der Blätter. — Schon oben haben wir gesehen, dass sich der gewöhnliche Begriff »Blatt« nicht mit dem des Phylloms deckt; die beiden Formen des Blattes, welche wir an den Vegetationsorganen ausser normalen Laubblättern kennen lernten, waren Keimblätter (Cotyledones) als die ersten seitlichen Ausgliederungen des jungen Stengels im Samen oder bei der Keimung; Primordialblätter, als die auf die Cotyledonen folgenden Blätter, welche sich von den späteren Laubblättern durch geringere Dimensionen und Theilungen, also nur graduell unterscheiden; und endlich Niederblätter, d. h. die bleichen, schuppigen, oft rudimentären oder fleischig verdickten Blätter unterirdischer Caulome, denen das Chlorophyll zu fehlen pflegt. Es sei gleich hier bemerkt, dass an den zur Blüthenbildung sich entwickelnden Sprossen (auch an der Hauptachse selbst, sobald sie zur Sexualbildung schreitet) die Ausbildung normaler grüner Laubblätter wieder unterdrückt und durch kleine, oft zarte und schuppenförmige, oft auch leuchtend gefärbte und fleischig anschwellende Blattbildungen ersetzt zu werden pflegt, welche Hochblätter (Bracteae) heissen. Die Phyllome der Blüthe selbst werden unten classificirt werden. — Da diese Eintheilung der Phyllome von Wichtigkeit ist und deshalb in die internationale Terminologie übertragen

zu werden verdient, so schlägt Eichler für die vorhin nur deutsch genannten Termini folgende vor: Laubblätter, Nomophylla, (da der Name Chlorophylla schon vergeben ist durch physiologische Bezeichnungen); Niederblätter: Cataphylla, und Hochblätter: Hypsophylla, da der Name Bracteen speciell für die Tragblätter der Blüthen angewendet wird. —

Vernation. — Es ist schon oben der Vernation (Knospenlage, Praefoliation) der Blätter gedacht worden in ihrer Abhängigkeit von der Phyllotaxie; ich muss auf dieselbe hier nochmals zurückkommen, um einige Eigenthümlichkeiten derselben nachzuholen, welche nicht in der Stellung, sondern in den Eigenschaften des einzelnen Blattes begründet sind. Die geschlossenen Laub- (auch Blüthen-) Knospen unserer dicotylen Bäume zeigen dabei zunächst noch eine neue Blattmodification, die den Primordialblättern der Keimpflanzen durchaus entspricht. Die äussersten Phyllome nämlich sind zum Schutz der inneren und des an der Sprossspitze eingeschlossenen Vegetationspunktes umgestaltet zu hohlen Schuppen, besitzen meistens harzige Stoffe, entwickeln beim Entfalten der Knospe kein Chlorophyll und wachsen nicht aus, während die inneren alsbald durch kräftiges Wachsthum ihre normale Grösse erlangen; diese äusseren, die Primordialblätter des neuen Zweiges, die meist rasch abgeworfen werden, heissen Knospendecken (Tegmenta, Perulae). Die inneren, vollkommenen Blätter sind nun in der Regel aufrecht, zuweilen aber auch nach innen eingeknickt, sehr selten nach innen schneckenförmig eingerollt (wie bei den Droseraceen); der Längsriss des Blattes hat daher eine Vernatio erecta, oder reclinata oder circinnata. Auch der Querschnitt des Blattes zeigt Verschiedenheiten: die meisten liegen flach, richtiger gesagt ein wenig hohl; viele zeigen aber auch Falten, sowol mit der Mitte nach innen als nach aussen gerichtet; wieder andere sind nach Art einer Tute zusammengerollt, oder sie besitzen wenigstens nach innen oder nach aussen gerollte Ränder; alle diese Verschiedenheiten bezeichnet die descriptive Botanik der Reihe nach als Vernatio plana; plicata, und zwar induplicata oder reduplicata; convoluta, resp. involuta oder revoluta.

Beispiele dafür sind leicht zu finden; man braucht nur die Winterknospen unserer Bäume vor der Entfaltung durch Querschnitte zu zerlegen und in Canadabalsam unter schwacher Vergrösserung zu betrachten, so erhält man dadurch schöne Präparate der verschiedenartigsten Vernationen; sehr schön sind Erle und Buche, bei denen eine starke Faltung des dicken Laubblattes zu sehen ist, während Deckschuppen und Nebenblätter nur concav sind; die Kirschen sind zusammengeklappt wie ein Blatt Papier, die Pflaumen und Schlehen zusammengerollt, u. s. w. So ergeben sich hieraus sogar wichtige systematische Charaktere; Henry hat deren Kenntniss erweitert und »Knospenbilder« gegeben [Nova Acta der Leop.-Carol. Acad. 1836 und 1847]. Die Palmen zeigen sehr schön die plicative Vernation, behalten die Spuren derselben sogar noch bis in das späteste Alter des Blattes bei; sie besitzen sowol die reduplicirte als die induplicirte Faltung, erstere vorwiegend an den Fiederblättern, letztere vorwiegend an den Fächerblättern. — Die circinnirte Vernation ist im Reich der Phanerogamen sehr selten, zeichnet die Droseraceen aus; viel bekannter und leichter anschaulich ist dieselbe aber bei den Farnen; auch besitzt sie ein grosser Theil der Cycadeen, deren sich entfaltende Wedel dann eine ungemeine Aehnlichkeit mit denen der Farne zeigen.

Ansatz der Blätter. — In der Mehrzahl der Fälle lässt sich an den Nomophyllen Stiel (Petiolus) von der Blattspreite (Lamina) unterscheiden; fehlt der Stiel, so bezeichnet die Pflanzenbeschreibung, gewohnt, die Charaktere auf irgend welche Weise positiv zu benennen, das Blatt als sitzend. Haben wir nun an einem Stengel opponirt-decussirte Blätter der letzteren Art, so können die Basaltheile jedes Blattpaares mit einander verwachsen, und wir haben

dann einen durch das Blattpaar scheinbar wie durch eine einheitliche Scheibe hindurchgehenden Stengel (Caulis perfoliatus).

Derselbe tritt sehr schön an den obersten Laubblattpaaren, welche den dichten Blüthenköpfen vorhergehen, von dem in Hecken und Lauben verwilderten Gaisblatt, *Lonicera Caprifolium*, auf.

Derselbe kann aber auch durch ein weiteres eigenthümliches Verhalten der Blattbasis aus einem einzigen Blatte entstehen. Es genügt nämlich ein Blick auf die hier in Figur 9, 10, 11, 12 und 15 zur Darstellung gebrachten Blattformen, um die Verschiedenheiten im Aussehen der Blattbasis zu zeigen; dieselbe geht von der schmal-spitzigen Form in eine keilförmige (Fig. 10) über, bekommt die Form eines concaven Bogens (herzförmig, basis cordata, Fig. 12, 15), vertieft sich noch mehr (Fig. 11), kann die beiden hinteren Lappen zu vorgezogenen Spitzen auswachsen lassen (pfeilförmig, b. sagittata), und kann endlich mit den beiden hinten vorgezogenen Lappen wieder in sich verwachsen, sobald letztere eine genügende Breite besitzen. Ist im letzteren Falle das Blatt gestielt, so wird es als schildförmig bezeichnet (Folium peltatum), wie es Fig. 9 darstellt. Der Blattstiel scheint dabei nicht an der Basis selbst inserirt zu sein, sondern unterhalb der Mitte, ein Irrthum, der aus der Betrachtung der Nervatur sich von selbst ergiebt. Die Gattungen *Begonia* und *Tropaeolum (majus)* liefern sehr bekannte Beispiele von diesen auffallenden Blättern. — Kehren wir zu den sitzenden Blättern zurück, so versteht sich von selbst, dass ein einzelnes Blatt schon von der Basisbreite an, wie sie Fig. 15, 12 und 11 an gestielten Blättern zeigen, mit den basalen Lappen den Stengel theilweise berührt und einschliesst; dadurch entsteht bei genügender Tiefe des herzförmigen Einschnittes das stengelumfassende Blatt (F. amplexicaule), und wenn nun auch in diesem Falle die Basallappen, den Stengel einschliessend, wie in Fig. 9 verwachsen, so haben wir wiederum den Caulis perfoliatus, indem die das Blatt erzeugende Achse etwas unterhalb von P (Fig. 9) hindurchgeht.

P B A n^1 n^1

Fig. 9. (B. 143.)
A Blatt der *Aracee Gonatanthus sarmentosus*, LIEBM., von der Oberfläche aus gesehen, so dass die Insertion des Petiolus (unterhalb P) nicht sichtbar ist; halbe natürliche Grösse. — B Stück eines macerirten Blattes von *Ruscus*, bei fünffacher Vergrösserung; n^1 die beiden stärksten Primärnerven der Figur.

Ausbildung der Spitze. — Da wir schon hier, von der Insertion des Blattes ausgehend, dessen Form kennen gelernt haben, soweit sie von der Basis abhängt, liegt es nahe, auch die Gestalt der Spitze zu erwähnen, obgleich für dieselbe kein bestimmtes morphologisches Princip gültig ist. Es handelt sich dabei nur um Rundungen oder geradlinige Endigungen concaver oder convexer Art, so dass die Spitze, von den tiefsten concaven Bogen bis zu der feinsten ausgezogenen Haarspitze folgende Terminologie bekommen hat: verkehrt-herz-

förmig (obcordatus), ausgerandet (emarginatus), stumpf mit kleiner Einbuchtung (retusus), stumpf mit geringer Convexität (obtusus), abgerundet (rotundatus), spitz (acutus), zugespitzt (acuminatus), in eine Haarspitze auslaufend (cuspidatus). Vom letzteren Falle ist der zu unterscheiden, wo ein Endstachel von hornartiger Beschaffenheit und ziemlicher Stärke auf der Spitze aufsitzt, dessen Substanz von der der übrigen Blattspitze verschieden ist; man spricht hier von stachelspitzig (mucronatus), und sehr oft kommt es vor, dass eine an und für sich rundliche Spitze ausserdem noch eine Stachelspitze aufgesetzt trägt, so dass die auf den ersten Blick heterogen erscheinenden Doppelbezeichnungen wie »rotundato-mucronatus« oder gar »obtuso-mucronatus« vollständig berechtigt sind; eine Stachelspitze und Haarspitze aber schliessen sich gegenseitig aus.

Scheidenbildung. — In der Regel strebt der Blattstiel von dem Punkte seiner Insertion an frei ab und nimmt seine eigenartige Richtung an; zuweilen aber, namentlich häufig bei den Monocotyledonen, geht er, von einem stengelumfassenden Knoten aus als geschlossener Hohlcylinder rings an seiner Abstammungsachse in die Höhe und wird erst in grösserer Höhe frei, indem er allmählich an der seiner Mittellinie entgegengesetzten Seite aufschlitzt und so sich zu der ihm zukommenden Richtung hinneigt. Man nennt diese cylindrische Form von Blattstielen Scheide (Vagina); die Gräser liefern die besten Beispiele dafür, indem die Vagina der Blätter sich häufig so hoch am Halm in die Höhe erstreckt, dass jede untere den auf ihren Insertionsknoten folgenden des oberen Blattes oder gar mehrere überdeckt. — Ein ähnlich geschlossener Cylinder, nur meist von geringerer Länge und zarterer Structur, welcher sich über einem Blattknoten, den Stengel einschliessend, erhebt, obgleich der Blattstiel am Knoten selbst schon frei wird, heisst Blatt-Tute (Ochrea), und findet sich bei wenigen Familien der Phanerogamen.

Sie gehört zu den vegetativen Merkmalen der Polygonaceen, lässt sich leicht an jedem Ampfer beobachten, noch besser an den unteren Blättern von *Polygonum Bistorta* und ähnlichen. Auch bei einigen Arten von Palmen, z. B. den Gattungen *Desmoncus* und *Bactris*, kommt diese Bildung schön zum Ausdruck.

Stipularbildungen. — Noch kleinere Auswüchse und Anhängsel kommen durch die Phanerogamen-Familien hier und da zerstreut vor, deren allgemeine Bedeutung aber eine geringe ist und die der speciellen Systematik überlassen bleiben. Von Wichtigkeit sind nur noch die schon früher kurz erwähnten Nebenblätter, welche paarig zu der Mittellinie jedes Blattes angeordnet dessen Insertionsstelle an Umfang vergrössern. Fig. 15 *(Passiflora)* stellt ein Paar derselben dar, welches nicht nur an Grösse dem Hauptblatte nachsteht, sondern auch eine ganz andere Form besitzt. Das ist das häufigste Verhalten der stipulirten Blätter im ausgebildeten Zustande; oft aber haben sie vor der völligen Ausbildung eine stärkere Entwicklung als das Hauptblatt und schliessen dasselbe vollständig ein, um später zu verwelken und abzufallen. So sieht man es charakteristisch bei der grossen Gattung *Ficus* (sehr deutlich beim Gummibaum), wo das Nebenblattpaar Anfangs wie eine eingerollte Tute verwachsen ist, durch das Austreten des Hauptblattes in seine zwei Theile zerspalten wird und dann rasch abfällt; Aehnliches zeigen viele unserer Waldbäume, die Weiden, Buchen etc.; die Verwachsung des Nebenblattpaares aus zwei flachen Stücken zeigt ferner schön die Strauchgattung der südlichen Hemisphäre *Cunonia*. Am seltensten besitzen die Stipulae eine den Hauptblättern gleiche Grösse und Gestalt, und dies wol bei keiner natürlichen Gruppe deutlicher als bei der zur Familie der Rubiaceen

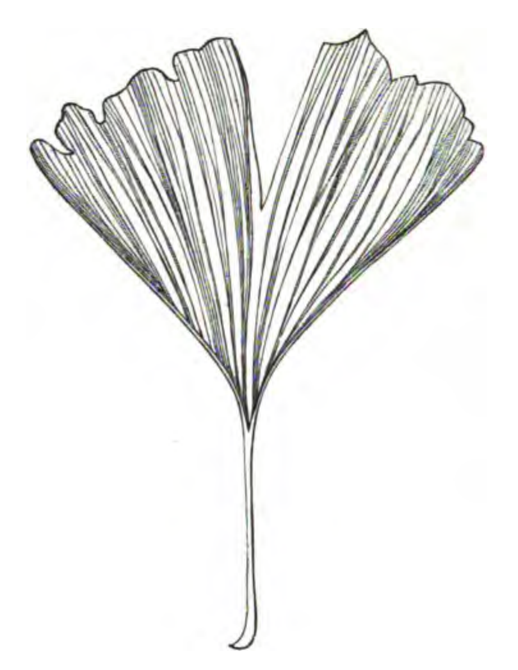
gehörigen Tribus *Stellatae*, deren Charakter am fasslichsten in dieser Nebenblattbildung ausgedrückt wird. Betrachtet man die Knoten einer *Asperula* oder noch besser die der grösseren Gattung *Galium*, so erscheinen dieselben mit gequirlten Blättern versehen, und so ist es auch in den älteren Büchern beschrieben; die Zahl der Blätter in den Scheinquirlen wechselt nach Arten, sinkt nicht unter 4, übersteigt selten 12, ist meist 4, 6 oder 8. Die Blätter jedes Quirls, obgleich scheinbar völlig gleichwerthig, haben jedoch die wichtige Verschiedenheit, dass nur zwei derselben im Stande sind, Aeste zu erzeugen, z. B. axilläre Blüthentriebe, und zwar stets zwei genau opponirte. Prüft man eine grosse Blüthenrispe (z. B. von *Galium silvaticum)* darauf hin genauer, so findet man die beiden zur axillären Astbildung befähigten Blätter der verschiedenen Knoten stets decussirt, und es führt somit die Blattstellung auf opponirt-decussirte Phyllome mit einer Bildung von Zwischenblättern an jedem Scheinquirl zurück. In Bezug darauf ist besonders der viergliedrige Quirl auffällig, weil nach dem Gesagten eigentlich jedes gegenständige Blattpaar 4 Nebenblätter in seinem Cyclus entwickeln sollte. Man muss dann schon zu der Annahme schreiten, dass die beiden Nebenblätter aus je zwei in der Mittellinie verwachsenen Halbblättern herstammen, eine jedenfalls sehr erkünstelte Annahme. Aber diese Zweizahl von Nebenblättern an jedem, zwei gegenständige Blätter tragenden Knoten zeigen ausserdem die übrigen Tribus der Rubiaceen, nur mit dem Unterschiede, dass bei denselben die zwei gegenständigen Stipeln sehr viel kleiner sind als die zwei gegenständigen Hauptblätter. Der scheinbare Vierquirl der Stellaten ist nun allerdings auf seine wahre Bedeutung durch einfache Berücksichtigung der Verwandten zurückgeführt, aber die morphologische Sonderung dieser »Stipulae intrapetiolares« noch nicht erklärt. Vielleicht liegt auch hier die einfachste Erklärung mechanisch, im Mangel an Platz.

Anordnung der Fibrovasalstränge in der Lamina. — Von hervorragender Bedeutung für die specielle Morphologie des Blattes ist nun die Nervatur und die von derselben in erster Linie abhängige Theilung, resp. Zusammensetzung des Blattes. Der Blattstiel schon enthält die Elemente der Fibrovasalbündel in dorsiventraler Anordnung, wie auch die Lamina in der Regel genau dorsiventral (im weiteren Sinne. von SACHS aufgefasst) gebaut ist; beim Eintritt in die Lamina geben nun die Bündel des Stieles unter meist reicher Verästelung das Material zu Nerven ab, deren Anordnung eine solche ist, dass das Blatt als horizontal ausgebreitete Fläche fest gestützt ist (vergl. SCHWENDENER, mech. Princ. d. Monoc.), wenn der Blattstiel ebenso gerichtet ist.

In fast allen Blättern geht ein sehr starker Nerv als direkte Verlängerung des Blattstieles aus der Mitte der Basis der Lamina zu deren Spitze hin (Fig. 11, 12, 15); in vielen Fällen entspringen die übrigen Nerven des Blattes aus ihm allein (Fig. 11), oft aber entspringen unmittelbar beim Uebergange des Blattstieles in die Lamina dort mehrere, zu diesem ersten Nerven paarig rechts und links angeordnete ebenso starke oder schwächere Nerven gleichzeitig. In jedem Falle aber führt der, die Blattfläche in zwei symmetrische Hälften (seltener sind dieselben nicht völlig symmetrisch, sondern schief entwickelt: *Begonia, Tilia,* u. a.) theilende Nerv den Namen Mittelnerv (Medianus), bei besonders grossen und stark zusammengesetzten oder getheilten Blättern auch wol Mittelrippe (Costa).

Fig. 10 zeigt dagegen in dem Blatte einer Conifere den Ausnahmefall, dass der Medianus überhaupt fehlt; hier entspringen die sich wiederholt dichotomisch theilenden Nerven rechts und links symmetrisch geordnet aus der ersten Dicho-

tomie der Fibrovasalelemente im Blattstiel, wie das bei Farnen häufiger vorkommt. Wollen wir dies als ersten Fall des Ursprungs der Nerven bezeichnen, so haben wir ausserdem noch deren drei zu unterscheiden, welche sich alle nur durch



(B. 144.) Fig. 10.
Blatt von *Salisburia adiantifolia*, SM. *(Gingko biloba*, L.).

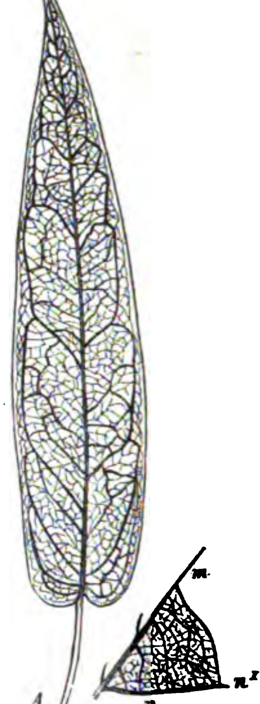


Fig. 11. (B. 145.)
A Blatt von *Ficus martinicensis*, WILLD. Die letzten feinen Nervenendigungen sind nicht sichtbar, da sie wegen ihrer Feinheit im Parenchym versteckt liegen. B Stück aus einem macerirten Blatte von *Acer*, um den Verlauf der Anastomosen zu zeigen, fünffach vergrössert; m der Medianus, n[1] ein Primärnerv.

die Verschiedenheit des Ursprungs und der Richtung der primären Seitennerven unterscheiden, aber in dem Vorhandensein eines Medianus übereinstimmen: 1. die parallele, 2. fiederige und 3. strahlige (meist handförmig genannte) Anordnung der Seitennerven ersten Grades, nach der man die Blätter bezeichnet als 1. Folia parallelinervia oder curvinervia, 2. F. penninervia oder pinnatinervia, und 3. F. palmi- oder palmatinervia.

1. Bei der parallelen Anordnung laufen die von dem Medianus oder der Mittelrippe entspringenden primären Seitennerven demselben nahezu parallel, indem sie in sehr spitzen Winkeln austretend sich in sehr geringen Abständen von einander halten; natürlich müssen die äussersten Nervenpaare rechts und links, zumal wenn das Blatt eine beträchtlichere Breite besitzt, den Austrittswinkel schon vergrössern, um Platz zu finden, nähern sich aber bei der Bildung einer schmalen Spitze untereinander wieder, wenn sie nicht schon vorher irgendwo am Rande verlaufen; so ist die häufigste Form dieses Nervenverlaufs die einer Curve von sehr grossem Radius, und ein wirklicher Parallelismus kann nur da eintreten, wo ein sitzendes Blatt an seiner Basis dieselbe Breite besitzt wie in seiner Mitte und gegen die Spitze hin; auch in diesem Falle neigen sich die Nerven in kleinen Bogen in der Spitze zusammen. Wenn dagegen das Blatt in der Mitte viel

breiter ist als an Basis (Blattstiel) und Spitze, so muss der Nervenlauf in Bogen geschehen, ohne im Wesen vom vorigen abzuweichen; daher trägt dieser erste Fall eine so heterogene Doppelbezeichnung, wie sie die Wörter »parallel«- und »bogig-nervig« einschliessen.

Beispiele dafür findet man am besten in den Monocotyledonen, z. B. einen fast genau durchgeführten Parallelismus in den Blättern der Gramineen, Cyperaceen, Bromeliaceen, Pandanaceen, bei *Dasylirion*, *Yucca* etc. Den bogigen Verlauf sieht man gleichfalls in den breitblätterigen Monocotyledonen am besten, z. B. bei Liliaceen, Orchideen etc.

2. Bei der fiederigen Anordnung gehen die primären Seitennerven in einem meist zwischen 40° und 90° gelegenen Winkel von dem Medianus seiner ganzen Länge nach aus und bewahren dabei unter sich ziemlich den Parallelismus, laufen aber, zuerst wenigstens, nicht mit dem Medianus parallel. Fig. 11 A zeigt eine solche Anordnung der stärkeren Nerven, jedoch nur in ihrem Basaltheil; der Vergleich dieser Figur mit Fig. 9 zeigt eine auffällige Verschiedenheit in dem weiteren Verhalten der primären Nerven. Während nämlich in Fig. 9 (oben) die im Obertheil des Blattes gleichfalls fiederig austretenden Nerven unter sich parallel bleiben und so, ein jeder für sich, an einer bestimmten Stelle des Randes endigen, so neigen sich in dieser letzteren Figur die Seitennerven, sobald sie sich dem Blattrande nähern, bogenförmig nach oben und ziehen in einer dem Medianus ziemlich parallelen Richtung weiter, bis sie auf den nächst höheren Nerven stossen, der dasselbe Verhalten zeigt. Sie laufen daher alle in sich zusammen und bilden ein sehr viel festeres Blattgerippe als in Fig. 9; die Communication der Nerven untereinander bezeichnet man als deren Anastomosen, und dieselben bewirken hier, dass das Blatt trotz der in der Hauptachse penninerven Nervatur doch einen starken, aus Primärnerven gebildeten Randnerven besitzt, der aber aus einer der Nervenzahl gleichen Anzahl verschiedener Stücke besteht; diese nervenumrandeten Blätter, F. margininervia, bilden daher mit den nicht umrandeten die beiden Hauptabtheilungen der eben geschilderten Nervaturkategorie.

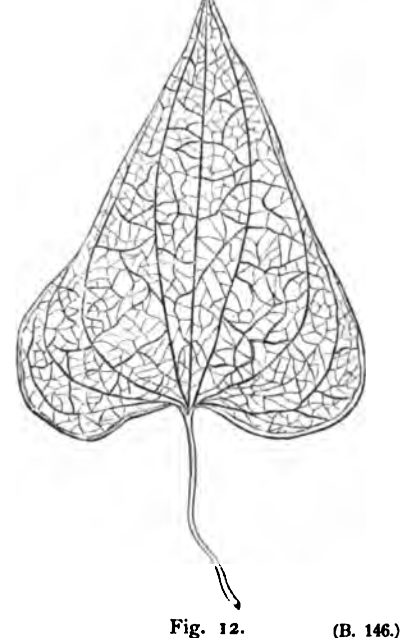


Fig. 12. (B. 146.)
Blatt von *Dioscorea Batatas*, Decasne.

3. Die strahlige Anordnung, wenigstens wenn sie gut ausgeprägt ist, lässt die Primärnerven an einem einzigen in der Laminarbasis gelegenen Punkte symmetrisch unter verschiedenen Winkeln von den Mittelnerven entspringen, und dieselben dann in verschiedener Weise, entweder geradlinig fortlaufend oder wiederum bogig zusammenneigend, endigen. Fig. 12 zeigt das letztere Verhalten, Fig. 9 an den dort von P ausstrahlenden Nerven das erstere, ebenso Fig. 15. Auch der Ursprungsort der strahlenden Nerven zeigt sich schon bei Betrachtung dieser drei Figuren als verschieden: in Fig. 9 ist derselbe thatsächlich der Punkt, an welchem die Fibrovasalstränge aus dem Blattstiel in die Lamina eintreten; dieser Punkt wird nur durch die eigenthümliche Verwachsung der hinteren paarigen Lappen in die Lamina verlegt; in Fig. 12 dagegen divergiren die Nerven schon

alle unter sich beim Eintritt in die Lamina, weil die Auszweigung schon an der Spitze des Blattstiels vor sich gegangen ist; in Fig. 15 dagegen bildet der Mittelnerv in der Lamina selbst einen länglichen Wulst, und von diesem erst strahlen die Seitennerven paarig aus. Hierin liegen wichtige Charaktere für die natürlichen Gruppen.

Der Unterschied im Ursprung der strahlenden Seitenpaare wird durch eine veränderte Terminologie in der beschreibenden Botanik ausgedrückt, namentlich bei einer Gesammtzahl von 3 und 5 Nerven. Strahlen nämlich die 2 oder 4 Seitennerven von dem 3. oder 5. (dem Medianus) in der Lamina selbst aus, so ist die Bezeichnung dafür Folia trinervia resp. quinquenervia; divergiren sie dagegen schon im Blattstiel und erscheint der Medianus demnach den Seitennerven gegenüber nur als Aequivalent, so ist die Bezeichnung Folia tripli-, resp. quintuplinervia.

Wenn sich auch die hier in der Nervatur gemachten Unterschiede leicht an der Mehrzahl der Phanerogamenblätter auffinden lassen, soweit überhaupt noch Seitennerven neben dem Medianus auftreten und das Blatt nicht einnervig ist, so ist doch nicht zu übersehen, dass auch hier zahlreiche Uebergänge die gezogenen Grenzen überbrücken. So zeigt schon Fig. 9 einen Uebergang zwischen strahliger und fiedriger Nervatur, indem die Mittelrippe erst von P aus die Seitennerven ausstrahlen lässt, dann aber noch ein Paar stärkere und sehr viele schwächere Seitennerven fiedrig entsendet, während die Seitennerven selbst gleichfalls von schwachen Nerven zweiten Grades der Ursprung sind. Ebenso existiren zahlreiche Uebergänge zwischen curvenförmiger Anordnung und dem basilaren Ausstrahlen der Seitennerven, namentlich wenn der Medianus selbst beide Ursprungsarten unten und oben zeigt; die curvenförmige und fiedrige Anordnung hängt ebenfalls nur von der Länge ab, in der der Medianus Nerven erzeugt, und von dem Winkel der Seitennerven, also von zwei schwankenden Bedingungen. Es ist aber nothwendig, zum Zweck der Eintheilung gewisse Grenzen kühn zu ziehen, auch wenn in diesem Falle der Natur dadurch Zwang auferlegt wird, weil sonst jede scharfe Begriffsbestimmung fehlt und eine Classification überhaupt unmöglich ist.

Bildung von Anastomosen. — Die schon oben erwähnten Anastomosen der Nerven liefern auch für die Nerven höheren Grades (die häufig als Venen von den Primärnerven unterschieden werden) charakteristische Verschiedenheiten von hoher systematischer Bedeutung. Ein Blick auf Figur 11 lehrt, dass die Nerven von der verschiedensten Stärke miteinander anastomosiren und dadurch die Blattfläche mit einem aus stärkeren und schwächeren Maschen gebildeten Netzwerk versehen. Es wird sogar dadurch bewirkt, dass die Nervatur durchaus nicht in jene Abhängigkeit von dem Medianus und den Primärnerven gesetzt wird, als es bei einer fiedrigen Nervatur ohne Anastomosen mittelst Netzwerks geschieht. Es ist dies die typische Nervatur der Dicotyledonen, während bei den Monocotyledonen (Fig. 9) die eben geschilderten Anastomosen typisch fehlen; nur selten sind dieselben ebenfalls netzaderig, wie es Figur 12 für die in der Blattform abweichenden Dioscoreaceen zeigt, aber sogar dort spricht sich in dem Zurücktreten des Netzwerks gegen das nicht anastomosirende Durchlaufen der Primärnerven ein Unterschied gegen den Dicotyledonen-Typus aus. Aber mit den hier geschilderten Anastomosen sind die Charaktere der Blätter noch nicht erschöpft; es liegen, zu fein für eine Darstellung in kleinem Maassstabe, noch sehr zarte Nervenauszweigungen im Mesophyll des Blattes, welche sehr oft erst beim Trocknen oder Maceriren des Blattes sichtbar werden. Es sind daher den Figuren 9 und 11 unter B kleine Stücke macerirter Blätter bei schwacher Ver-

grösserung dargestellt. Bei den Monocotyledonen finden sich (s. Fig. 9) zwischen je zwei stärkeren, ohne direkte Anastomosen neben einander herlaufenden Nerven sehr viele Verbindungsbrücken aus solchen zarten Nerven gebildet, welche mit den ersteren, zergliederten zusammen die Blattfläche aus mehr oder weniger viereckigen Stücken gefeldert erscheinen lassen; bei den Dicotyledonen (s. Figur 11 B) dagegen gehen noch aus den Maschenstrahlen feine Nerven aus, welche im Mesophyll selbst verlaufen und nicht geradlinige Verbindungsbrücken herstellen; dieselben endigen sehr oft in gabeligen Spitzen von grosser Zartheit.

Man ersieht aus dem allen, dass die Blätter für die natürliche Systematik eine wichtige Rolle spielen. Es ist aber schwierig, die Formen der Nervatur ebenso kurz und präcise als wirklich im Sachverhalt erschöpfend darzustellen, und man muss daher hier häufig zur bildlichen Darstellung greifen. Auch diese, sofern es auf eine Zeichnung herauskommt, genügt oft grossen Ansprüchen nicht, die z. B. bei der Bestimmung fossiler Pflanzen durch direkte Vergleichung der Blattabdrücke mit dem Nervennetz lebender Blätter gestellt werden müssen. In neuerer Zeit ist daher die Erfindung von AUER [die Entdeckung des Naturselbstdruckes etc. Wien 1853] vielfach verwerthet, um die Blattnerven sich selbst abdrucken zu lassen und so sehr genaue Selbstzeichnungen zur Vervielfältigung zu erhalten. Namentlich ETTINGSHAUSEN hat auf diese Weise den Grund zu einer sehr genauen Kenntniss dieser Blattverhältnisse gelegt. — Vergleiche auch POKORNY: Ueber d. Nervation der Pflanzenblätter, Wien 1859. —

Form, Theilung und Zusammensetzung der Lamina. — Von der Form der Nervatur hängt nun auch die Gestalt des ganzen Blattes in erster Linie ab. Blätter, welche nur einen ungetheilten Mittelnerv besitzen, können nie eine bedeutende Flächenausdehnung haben, sind zwar wol — bei genügender Stärke des Medianus, die nach oben hin allmählich abnimmt — noch ziemlich lang, aber die Breitenausdehnung erfordert stets die Mitwirkung der Seitennerven. Auch hier lässt sich die Form des ganzen Blattes noch bestimmter zurückführen auf die Anordnung der Nerven ersten Grades; diese allein geben mit dem Medianus zusammen ein Bild der Gestalt der ganzen Lamina, so dass man, um letztere in groben Umrissen zu gewinnen, zuerst den Medianus und die Primärnerven zu zeichnen hat. Dies zeigt sich besonders bei der Theilung der Lamina durch mehr oder weniger tiefe Einschnitte in Segmente. Es ist dabei maasgebend, dass jedes Mal dort in der Lamina ein solcher Einschnitt sich bilden muss, wo die Primärnerven zu weit von einander entfernt liegen, als dass sie die Lamina noch vollständig stützen und mit Nerven höheren Grades versehen könnten. Dies zeigt sich z. B. einfach bei Vergleichung der Figuren 12 und 15; beide haben strahlende Nerven, aber in Fig. 12 neigen sich dieselben zu einer gemeinschaftlichen Spitzenbildung zusammen, während sie in Figur 15 auf eine grosse Strecke sich von einander geradlinig entfernen; daher zeigt die letztere Figur zwischen den drei grössten Entfernungen der Nervenendigungen Einschnitte, Fig. 12 nicht, und auch in Figur 9 ist die Segmentbildung durch Bildung zahlreicher Secundärnerven unterblieben.

Aus der Zurückführung der Segmentirung auf die Nervatur geht hervor, dass erstere nur in zwei Hauptarten stattfinden kann; von den drei unterschiedenen Nervaturen nämlich können die parallelnervigen Blätter keine Segmente bilden, weil bei ihnen Nerv neben Nerv liegt, und daher eine Einschnittbildung dem Principe der ganzen Blattstructur zuwider laufen würde; solche Blätter sind daher stets ungetheilt (F. integra), sofern die Nervatur typisch ausgebildet ist. Dagegen ist bei den pinnatinerven und palmatinerven Blättern eine Segmentbildung möglich, ohne nothwendig zu sein (und in der That ist auch wenigstens die Mehrzahl der fiedernervigen Blätter ungetheilt, während die meisten strahlnervigen zer-

schnitten sind), und führt zu den beiden Gruppen von fiederschnittigen und handförmig- oder strahlschnittigen Blättern (Folia pinnatisecta und palmatisecta). Die Zahl der Theilungen richtet sich in der Regel nach der der Primärnerven, doch können zuweilen auch zwischen den schwächeren Nerven die Theilungen unterbleiben. So besitzen die fiederschnittigen Blätter von Umbelliferen, welche an Basis und Mitte viele tief getrennte Segmente hervorbringen, gegen die Spitze hin meistens nur schwache Einschnitte, die endlich ganz aufhören oder kaum angedeutet sind. Bei strahlnervigen Blättern fallen aus demselben Grunde (weil die Nerven schwächer werden) gewöhnlich die untersten, basalen Theilungen schwächer aus oder ganz fort.

Nur dann aber spricht man im eigentlichen Sinne von Segmentbildungen aus der Lamina, wenn die Theilungen derselben so tief sind, dass die Segmente ganzen Blättern gleichen, welche am Medianus, alsdann besser Mittelrippe genannt, inserirt stehen; nur in diesem Falle wendet man die Ausdrücke »pinnatisectus« und »palmatisectus« an. Bleibt ausser dem Einschnitte die Lamina noch unter sich zusammenhängend, so dass die Primärnerven nicht den Eindruck von selbständigen Blattstielen machen, so tritt dafür der Ausdruck getheilt, pinnatipartitus und palmatipartitus ein; werden die Einschnitte noch geringer, so nennt man sie spaltig, bei noch geringerer Grösse (etwa $\frac{1}{3}$ der ganzen Nervenlänge) endlich lappig (pinnatifidus, — lobus etc.). Für die Einschnittbildung der Figur 15 würde der Ausdruck trifidus oder auch trilobus gelten können; oft muss man zu Doppelbezeichnungen greifen.

Der wahren Segmentbildung aus der Lamina sehr nahe in der äusseren Form steht die Zusammensetzung des Blattes. Bei dieser haben die einzelnen Theile des ganzen Blattes nicht nur die Form, sondern auch das Wesen ganzer Blätter insofern, als sie selbständig an der Mittelrippe abgegliedert sind und für sich am Blattgelenk abfallen können. Jede Rose erlaubt diesen Versuch zu machen, und an den älteren Blättern derselben sieht man meistens den einen oder anderen Theil fehlen, der bei jungen Blättern nie fehlt; die Rosskastanie wirft im Herbst nicht nur ihre ganzen Blätter ab, sondern lässt dieselben auch in ihre einzelnen Stücke zerfallen. Solche Blätter nennt man zusammengesetzt (F. composita), im Gegensatz zu den vorher betrachteten einfachen (F. simplicia), die noch so sehr zertheilt sein können, ohne ihren Charakter der Nicht-Zusammensetzung zu verlieren; die Theile der ersteren nennt man nicht mehr Segmente, sondern Blättchen (Foliola), und man gebraucht für die Form der Zusammensetzung die Ausdrücke gefiedert (pinnatus) und strahl- oder handförmig-zusammengesetzt (palmatus).

Die Unterscheidung von zusammengesetzten und zertheilten Blättern ist nicht immer ganz einfach, ist aber um so wichtiger, als sie von der natürlichen Systematik benutzt wird. An folgende Merkmale kann man sich halten: Zerfällt ein Blatt, frisch oder beim Welken und Trocknen, von selbst in seine einzelnen Theile, so sind letztere Blättchen; fliessen dagegen scheinbare Blättchen beim Schwächerwerden der Nerven zu mehrnervigen Blatttheilen zusammen, so sind dieselben nur Segmente. Hiernach gehören Rosen, Mimosen, *Aesculus* in die erste Kategorie, die Umbelliferen in die zweite trotz ihres oft so zusammengesetzten Blättern ähnlichen Aussehens.

Sowol die Theilung als die Zusammensetzung, für die die Bezeichnungsweise immer gleich bleibt mit Ausnahme des Zusatzes »schnittig« (sectus) bei den getheilten Blättern, kann eine mehrfache sein, namentlich doppelt-fiederschnittige oder gefiederte Blätter sind noch häufig; eine grosse Zahl von Zusammensetzungen bezeichnet man durch decompositus.

Bei der fiederigen Theilung und Zusammensetzung bezeichnet man die opponirten Segment-

oder Blättchenpaare als Joche (Juga); das einzelne Blättchen des gefiederten Blattes führt auch die Bezeichnung Fieder (Pinna). Es ist charakteristisch für die Blätter, ob die Mittelrippe in eine einzelne Fieder ausläuft, die auf ihr terminal steht, oder ob sie ihr Wachsthum in der Erzeugung des obersten Joches erlöscht; den ersten Fall bezeichnet man als ein Folium impari-pinnatum, den zweiten als F. pari-pinnatum. Ist die Zahl der Blättchen 3 oder 5, so ist es zuweilen kaum zu unterscheiden, ob dieselben zu einem fiederig- oder zu einem strahlig-zusammengesetzten Blatte gehören; denn ein Blatt mit einem Joch und einem unpaaren Endblatt gleicht einem dreistrahlig zusammengesetzten, ein zweijochiges Blatt mit unpaarem Endblatt und verkürzter Mittelrippe einem fünfstrahligen. Man nennt diese Blätter gedreit (F. ternata) und gefingert (F. digitata), und dieser Bezeichnung entspricht für die getheilten Blätter deren Bezeichnung als Folia ternatisecta und digitato-secta, resp. -partita.

Unterbrochen-gefiederte oder fiederschnittige Blätter sind solche, bei denen eine regelmässige Aufeinanderfolge der Blättchen oder Segmente nicht stattfindet, sondern durch kleine, an Grösse und Stellung verschiedene Stücke unterbrochen an der Mittelrippe stehen (passendes Beispiel: die Blätter von *Spiraea Ulmaria* und *Filipendula)*. Das Folium lyratum ist ein unpaar-gefiedertes mit relativ sehr grossem Endblättchen; das F. runcinato-pinnatifidum trägt seine Segmente unregelmässig nach abwärts gerichtet.

Wenn wir für die Blätter eine so reiche Terminologie vorfinden, die sich leicht noch weiter ausholen liesse, für die ich aber aus Mangel an Raum namentlich auf die älteren Lehrbücher [Richard, Kunth, Endlicher und Unger, Jussieu etc.] verweise, so erklärt sich dies wieder aus der Nothwendigkeit, die Beschreibung der Pflanzen nach bestimmten Normen vor sich gehen zu lassen; dadurch bekommt das Aneinanderreihen der Ausdrücke Zweck und Interesse, während es principiell nichts Neues lehrt. Nur auf eine Blattform muss hier noch hingewiesen werden, welche meistens unter den übrigen aufgezählt wird, obgleich in ihr ein ganz anderes Bildungsgesetz steckt; es ist dies das fussförmig-zerschnittene oder zusammengesetzte Blatt (F. pedatum). Dasselbe ist an leicht zu beschaffendem Material, an den aus dem Rhizom direkt hervorspriessenden, grossen Blättern der meisten *Helleborus*-Arten gut zu beobachten, und ebenfalls gut an den Blättern vieler Araceen *(Dracunculus, Arisaema* etc.): der Blattstiel gabelt sich vor der ersten Segmentbildung, trägt in der Gabelung ein apicales Segment, und die dichotomischen Hälften bilden dann symmetrisch zu einander einseitig nach vorn Segmente, welche von innen nach aussen allmählich an Grösse abnehmen und sich dabei allmählich mehr nach aussen wenden, so dass das Blatt mit einem fächerförmig-zusammengesetzten oberflächliche Aehnlichkeit hat. Die Segmentbildung aus jeder Blattstieldichotomie lässt sich aber als eine sympodiale auffassen, obgleich man diesen Ausdruck bisher nur von Achsen zu gebrauchen pflegte; die beiden innersten Segmente erscheinen als Endigungen des gegabelten Blattstieles mit je einer Sprossung nach aussen, diese Sprossungen endigen wiederum in je ein (kleineres als das erste) Segment mit neuer Sprossung nach aussen und so fort bis zum Aufhören der Sprossungskraft. Ich vergleiche daher, eben so wie Engler, die Segmentbildung bei *Helleborus* mit der Sprossbildung in den Wickeln (s. unten, Inflorescenzen) ohne jedoch die Entwicklungsgeschichte bisher untersucht zu haben. — Denkt man sich in Fig. 10 von *Gingko* die Lamina mit einem Medianus versehen und zwischen den Hauptästen der Nerven eingeschnitten und in Segmente umgebildet, so würde diese Nervatur als Schema für den Aufbau des fussförmigen Blattes gelten können. — Nach demselben Modus entstehen auch an anderen Blättern Segmentbildungen, welche man zu den palmatinerven rechnete; so z. B. giebt Engler [Monographia Aracearum 1879, pag. 21] an, dass die gefingerten Blätter vieler Anthurien durch wiederholte Dichotomie

des basilaren Theiles, und zwar als cymöse Bildungen, entstehen. Es werden sich daher wol noch viele jetzt anders erklärte Bildungen auf dieses Schema reduciren lassen. Es ist jetzt nur noch die Generalform des Blattes kurz zu erwähnen nach den Ausdrücken und Beschreibungsmethoden, die dafür gebräuchlich geworden sind. Bei getheilten und zusammengesetzten Blättern beschreibt man die Form des ganzen Blattes als die des Ambitus, indem man die einzelnen Segment- oder Blättchenspitzen durch Bogenlinien sich verbunden vorstellt und die Form dieser idealen, in Wirklichkeit sehr lückenhaften Blattfläche angiebt. Bei einfachen und nicht getheilten Blättern, ebenso bei den einzelnen Blättchen und Segmenten, beschreibt man gleichfalls die Generalform, welche die Ambituslinie darstellt, indem man von den kleineren Einschnitten und Hervorragungen des Randes zunächst absieht. Für die Formbezeichnung selbst dienen Vergleiche mit mathematischen Figuren oder mit alltäglichen Gegenständen, mit Kreisen, Ellipsen, Kegeln, Dreiecken etc., resp. mit der Form von Eiern, Spateln, Buchstaben, Lancetten, Schwertern, Pfriemen, Haaren, Faden u. s. w.

Es werden darnach folgende Ausdrücke für den Ambitus keines weiteren Commentars bedürfen: orbiculatus, ovatus, oblongus, ellipticus, cordatus, reniformis, ensiformis, spathulatus, deltoïdeus, cuneatus, lanceolatus, linearis, subulatus, capillaceus, filiformis etc. Man erlernt dieselben sehr leicht durch den Gebrauch, sobald man die Bezeichnung verschiedener Blattformen unternimmt und dabei eines jener Bücher benutzt, deren hauptsächlicher Zweck diese Beschreibungskunst ist, wie z. B. BISCHOFF (l. c.). Dort findet man auch für die genannten Formen Beispiele und Abbildungen. Es sei noch erwähnt, dass man die Formbeschreibung nicht runder Blätter so angenommen hat, dass dieselben den breiteren Theil an der Basis entwickeln; ist dies nicht der Fall, ist also die obere Blatthälfte die breitere, so gebraucht man dieselbe Formbezeichnung in Zusammenhang mit ob- (in der deutschen Terminologie verkehrt-); so ist Fig. 12 ein Folium cordatum, Fig. 9 dagegen ein F. obovatum, ein verkehrt-eiförmiges Blatt.

Zur vollständigen Formbeschreibung des Blattes gehört dann endlich noch ausser der von Basis und Spitze (s. oben) die Bezeichnung derjenigen kleinen Einschnitte in die Lamina, welche nicht einmal mehr als Lappenbildung gelten können. Diese nennt man Randtheilungen und die gröberen derselben führen die Bezeichnung eingeschnitten (incisus). Am häufigsten aber ähneln sie den Zähnen eines Sägeblattes, und wenn diese Zähne, wie bei den Metallsägen, durch zwei gerade Linien gebildet werden, also oben und im Einschnitt wirklich spitz sind, nennt man sie auch gesägt (serratus); sind dagegen die Zähne an ihren Spitzen abgerundet, so nennt man den Blattrand gekerbt (crenatus); und sind die Zähne in ihren Einschnitten abgerundet und oben spitz, so nennt man den Rand gezähnt (dentatus). Ganz schwache, bogig verlaufende Einkerbungen bezeichnet man durch gebuchtet (sinuatus); auch sind noch vielfach andere Bezeichnungen und Derivative der genannten in Gebrauch. Ist ein Blatt sowol unzertheilt, als frei von irgend welchen Randtheilungen, so heisst es ganzrandig (F. integerrimum).

Die vollständige Blattbeschreibung erstreckt sich schliesslich auch noch auf die in einer Ebene oder in zwischen den Nerven hügelig vorragenden Stücken ausgebreitete Lamina, nennt dieselben eben, runzelig, blasig, kraus und wellig, und nimmt endlich noch die durch Combination des chlorophyllgrünen Zellgewebes und der Cuticularschicht entstandene Farbe zu Hülfe, welche zwischen reinem und bläulich-weissem oder graugrünem Grün schwankt, auch wenn keine Haarbildungen das Sattgrün verdecken.

Kapitel 3.
Die Metamorphose der vegetativen Sprossungen.

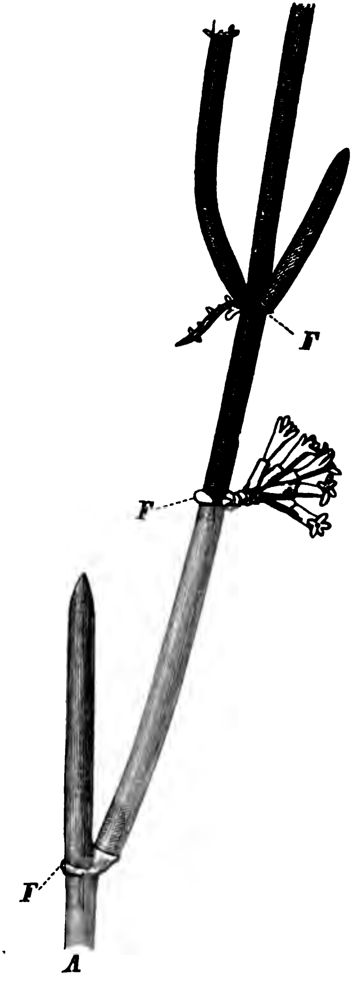
Schon oben ist die Ausdrucksweise der »Metamorphose« erklärt; wir haben gesehen, dass wir solche Sprossungen als metamorphosirt bezeichnen, welche im Habitus von der Vorstellung, die wir einem morphologischen Begriffe beilegen, abweichen, uns daher auf den ersten Blick etwas anderes zu sein scheinen, bei näherer Betrachtung aber als unter denselben Begriff fallend erkannt werden. Es ist also dieser Ausdruck »Metamorphose« nur ein Hülfsmittel für unser Denkvermögen und unsere Sprache; die Natur metamorphosirt nicht, sondern schafft das an allen Orten zweckmässig Passende aus den dort disponiblen Mitteln; wir aber, die wir diese Vielseitigkeit für die dogmatische Wissenschaft unbequem finden müssen, da durch sie unsere gewonnenen Classificationen aufgehoben werden, bezeichnen die der Classification nach strengen Begriffen entgegenstehenden Erscheinungen mit einem besonderen Ausdruck, und bringen dieselben so, durch diesen Ausdruck gewissermaassen markirt, wieder in das Classificationsschema hinein.

Was wir früher von der verschiedenen Gestalt der Caulome, Rhizicome und Phyllome besprachen, liess sich trotz der unendlichen Mannigfaltigkeit dennoch mit Sicherheit als zu den besprochenen Eigenschaften derselben hinzugehörig erkennen; die drei Begriffe erhielten dadurch ihre natürliche Erweiterung, aber sie blieben unter einander getrennt. — In diesem Kapitel handelt es sich nun um Formen, die, äusserlich unter sich durchaus übereinstimmend und zu Lebenszwecken ausgebildet, aus allen drei Sprossungsklassen gleichmässig hervorgehen können, und zwar in einer Weise, welche häufig den Begriff derselben nicht zu decken scheint. Für solche Erscheinungen ist der Begriff der Metamorphose am rechten Platz (soweit man überhaupt solche Begriffe für zulässig halten muss), und man bezeichnet nun die eben genannte auffällige Thatsache durch die Wendung, dass Wurzeln, Stengel und Blätter in gleicher Weise metamorphosirt werden können und dadurch dann eine vom sonstigen Charakter abweichende Gestalt erhalten.

Dornbildung. — Dies gilt zunächst von der Bildung der Dornen (Spinae). Der Vulgärbegriff derselben fällt mit dem der Stacheln ziemlich zusammen und legt den Unterschied zwischen beiden nur in die Stärke und Grösse. Es ist aber schon oben (pag. 633) hervorgehoben worden, dass die Grösse der Stacheln sehr variabel sei, und es soll jetzt der Unterschied zwischen Stacheln und Dornen so gezogen werden, dass erstere stechende Emergenzen bezeichnen, letztere zur Stachelform metamorphosirte Organe oder Theile von Organen. Auch diese Unterscheidung ist oft nicht völlig befriedigend und hat schon Veranlassung zu entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen gegeben, die aber eben so wenig besseren Erfolg hatten (vergl. DELBROUCK, Ueber Stacheln und Dornen. Bonn 1873; ausserdem die übrigen oben genannten Abhandl.); in der Regel wird man aber den morphologischen Rang eines stechenden Organs leicht ermitteln können.

So zeigt Fig. 13 (s. folg. Seite) von einem argentinischen Dornstrauch deutlich den Rang der Dornen als den von Caulomen; die relative Hauptachse (A) des gezeichneten Pflanzenstücks läuft selbst in einen stechenden Dorn aus, aus dessen oberstem Blattpaare (die Verbenaceen haben opponirt-decussirte Blattstellung) ein Ast einseitig hervortritt, der nach bedeutenderer Länge selbst in eine verdornte Spitze

auslaufen wird; auch dieser trägt in grossen Abständen Blätter, in der Achsel von einem derselben eine Blüthenähre, dann aber in der Achsel eines der höher stehenden Blätter sogar einen vollständig blattlosen, verdornten Zweig, während der diesem gegenüber stehende beblättert ist und länger wird. Die axilläre Stellung des kurzen Dorns genügt aber, um denselben als aus einer Caulom-Metamorphose entstanden zu erkennen.



(B. 147.) Fig. 13.
Stück des blühenden Stengels von *Neosparton ephedroïdes*, Gr. *(Verbenaceae);* F die rudimentären Blätter, A Hauptachse.

Nicht immer gelingt die Diagnose so einfach. Wenn Dornen aus Blattmetamorphose entstehen, so müssen sie deren spiralige oder cyklische Stellung haben, und meistens ist auch dies leicht zu erkennen. So wird man leicht die opponirt-decussirten stechenden Spitzen einer *Stapelia* als einzige äusserlich sichtbare Ueberbleibsel der fehlenden Blätter erkennen, und ebenso die Dornenrosetten auf den Stengeln der *Cactus*, da sie in beiden Fällen der Blattstellung der Familie entsprechen. Bei den fleischigen Euphorbien des tropischen Afrika's findet man stets ein Dornenpaar an einer hervortretenden Warze; diese Stellung erinnert sogleich an die von Nebenblättern, und den Beweis für die Richtigkeit dieser Deutung liefert *Euphórbia splendens*, eine gewöhnliche Gewächshauspflanze, welche an den jugendlicheren Trieben normal ausgebildete Blätter, rechts und links von je einem verdornten Nebenblatt begleitet trägt, welche letzteren an den älteren Stengeltrieben allein erhalten bleiben. — Sehr ähnlich diesen paarigen Dornen erscheinen auf den ersten Blick auch die von *Barleria Prionitis* (s. Fig. 14, I), welche abweichend von *Euphorbia* opponirt-decussirte Blattstellung trägt. Allein gegen die Annahme, dass die vier Dornen über jedem Blattpaar (dessen Mittelnerven gleichfalls in eine Stachelspitze auslaufen, Fig. 14, II.) den Werth von Stipulen haben, spricht zunächst der Umstand, dass sie über den Blättern inserirt stehen, und zweitens der Familiencharakter, da die Acanthaceen keine Nebenblätter besitzen. Da die Dornen paarig über jeder Blattachsel stehen, so können sie auch nicht die Zweige in deren Achseln sein. Die Entwicklung der Stengelspitze (Fig. 14, II) zeigt uns sofort die richtige Deutung, welche durch das Diagramm (Fig. 14, III) veranschaulicht wird: in jeder Blattachsel entwickelt sich ein verkürzter Zweig, der nie zur internodialen Streckung gelangt und in der Achsel nur als hervorragender Punkt erscheint (a), dieser entwickelt ein sehr hinfälliges Blattpaar (ff), welches nur an den ganz jungen Internodien noch in Gestalt zweier Schüppchen sichtbar ist, alsbald aber abwelkt; in den Achseln dieser Schuppenblätter entwickeln sich Dornen, die also den Rang von Caulomen

(der Stellung und Entwicklung nach) besitzen, obgleich sie niemals Blätter erzeugen. Gerade das letztere bezeichnet man als ihre »Metamorphose«.

Diese wenigen durchgeführten Beispiele werden genügen, um sowol die Untersuchungsmethode über den Rang der Dornen im Allgemeinen anzudeuten, als auch zugleich zu zeigen, dass Dornbildungen ausserordentlich mannigfaltig im Phanerogamenreich sind. Es kommen auch noch besonders Verdornungen aus verschiedenen Theilen eines Blattes hinzu, z. B. die Spitze der Mittelrippe bei *Astragalus*, Section *Tragacantha*, ferner die unteren Segmente an der Mittelrippe von *Phoenix spinosa*, etc. Sehr selten sind dagegen Verdornungen an der Wurzel; aber dass sie überhaupt vorhanden sind, beweist die Gleichmässigkeit dieser Metamorphose durch die drei unterschiedenen Sprossungsklassen hindurch. Das schönste Beispiel von ganzen oder verästelten Dornen, die den Werth von adventiven Wurzeln besitzen, bietet die Fächerpalme *Acantorrhiza*, WENDL., deren Gattungsname nach diesem Charakter gewählt ist; während der Stamm nahe über der Erde ganze Kränze normaler Wurzeln erzeugt, welche sich zur Ernährungsthätigkeit nach unten senken und den Boden erreichen, bringt er aus den höheren Stammtheilen zerstreut stehende, aufwärts oder horizontal wachsende Wurzeln hervor, welche alsbald ihre Wurzelhaube abwerfen und zu einem lang zugespitzten Dorn von grosser Härte heranwachsen. Das Bemerkenswerthe dieses Falles ist, dass die ganze Wurzel verdornt; häufiger verdornen bei tropischen Pflanzen die Auszweigungen normaler Wurzeln zu kleinen Stachelspitzen (vom Range von Wurzelästen), wie z. B. bei der Palmengattung *Iriartea*, ferner bei Parasiten, z. B. an *Hydnora americana*, R. BR., etc.

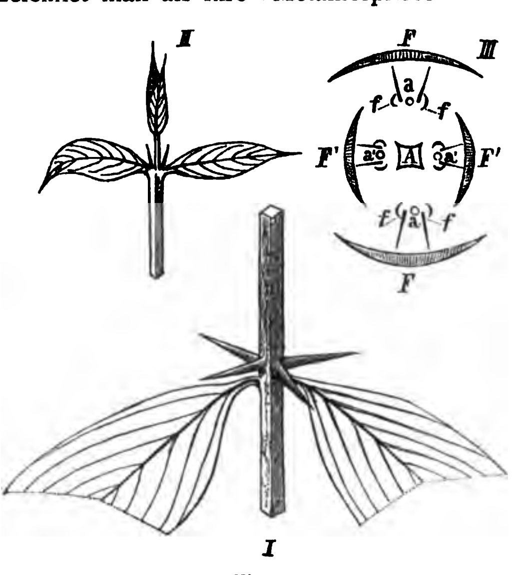
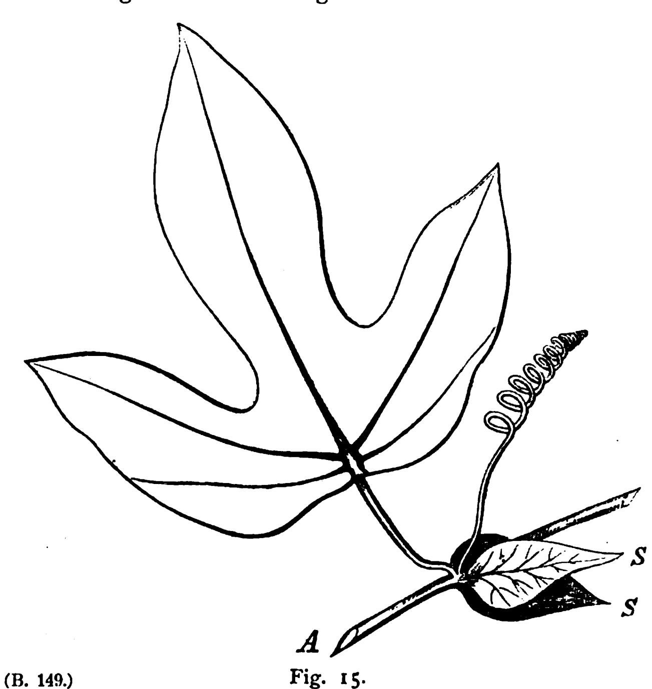


Fig. 14. (B. 148.)

Barleria Prionitis, LINNÉ, Dornbildung. I. Ausgewachsenes Stengelglied mit einem opponirten Blattpaar und vier gekreuzten Dornen. II. Junge Stengelspitze mit den noch aufgerichteten, axillären Dornen, von denen nur ein Paar sichtbar ist. III. Diagramm der Dornstellung an zwei Blattpaaren: A Hauptachse; F F unteres Blattpaar daran, F'F' decussirtes oberes Blattpaar, a a verkürzte axilläre Zweige in F, a' a' dieselben in den Achseln von F'; f f die schuppenförmigen Blätterpaare an a, in deren Achseln die Dornen stehen.

Bildung von Wickelranken und Flagellen. — Die nächste Metamorphose von Caulomen und Phyllomen, welche, wie die Dornbildung, von Sprossungen sehr verschiedenen morphologischen Ranges gebildet wird und an der nur die Wurzeln nicht Theil nehmen, ist die Bildung von Wickelranken (Cirrhi) Der physiologische Zweck derselben ist schon oben (pag. 639) bei den Kletterpflanzen erwähnt worden; es bleibt hier nur noch kurz darauf hinzuweisen, aus wie verschiedenen Sprossungen diese Organe entstehen können. Oft haben dieselben unzweideutig den Werth von axillären, blattlosen (und deswegen metamorphosirt genannten) Zweigen, wie z. B. bei den Passifloren (Fig. 15). In anderen Fällen stehen sie eben so unzweideutig im Range von Blättern, von Blatttheilen

oder Spitzen der Blattmittelrippe. So läuft z. B. bei den Gattungen *Pisum*, *Vicia* und *Lathyrus* letztere in eine, oft reich verzweigte Wickelranke aus, während bei dem den genannten Gattungen sehr nahe verwandten *Orobus* die Mittelrippe nur ein ganz kurzes terminales Blättchen trägt. Oft sind aber auch hier die Erklärungen schwieriger, so z. B. beim Weinstock, wo die Ranken den Blättern gegenüber stehen und aus dem Grunde leicht für Caulombildungen gehalten werden könnten, weil ihrer Stellung entsprechend an den gleichen Zweigen Blüthenstände auftreten, wenn nicht das dann unter den Ranken zu erwartende Stützblatt fehlte. Dadurch wird die Sache sehr viel verwickelter und hat zu complicirten Erklärungen vom Aufbau der Zweige von *Vitis* Veranlassung gegeben, welche EICHLER (l. c. vol. II, pag. 375—381) trefflich zusammengestellt hat, ohne jedoch eine das natürliche Gefühl befriedigende Erklärung zu geben. Noch schwieriger werden die Erklärungen bei den Cucurbitaceen, welche schon durch das sehr häufige Auftreten von extraaxillären Zweigen der Erklärung von Sprossfolgen unliebsame Widerwärtigkeiten bereiten. Die Cirrhen haben bei denselben eine mannigfaltige Stellung, welche dazu zwingt, bei der einen und anderen Gattung, oft sogar bei verschiedenen Arten derselben Gattungen, die morphologische Werthigkeit sehr verschieden zu deuten. A. BRAUN [Tageblatt der 49. Vers. deutsch. Naturf. und Aerzte, Hamburg 1876, Beilage, pag. 101] erklärt die einfachen Ranken dieser Familie für Blätter, und zwar soll die anscheinend neben dem Blatte stehende das erste Vorblatt der achselständigen Blüthe sein; die verzweigten Ranken sollen aus dem Vorblatt der Blüthe mit einem ihm angewachsenen Zweige bestehen, welcher anstatt der Blätter wiederum nur Ranken entwickelt, zuweilen aber in einen wirklich laubtragenden Spross auswachsen können (bei *Cucurbita macropus*, A. BRAUN, und anderen). Auch für diese Verhältnisse ist eine specielle Einsicht aus den genauen Untersuchungen EICHLER's [l. c. vol. I., pag. 302 ff.] zu gewinnen. So interessant dieselben sein können, um die Wachsthumsverhältnisse der einzelnen Arten wissenschaftlich zu erörtern, und dadurch eine Charakterisirung für letztere zu erhalten, wie sie exacter kaum gedacht werden kann, so hat doch die allgemeine Morphologie wenig Nutzen davon; sie lernt nur die Mannigfaltigkeit kennen, und da sie auf einem Gebiete



(B. 149.) Fig. 15.

Wickelranke von *Passiflora racemosa*, BROT. A relative Hauptachse, an derselben ein Laubblatt mit zwei Stipulen (S S) an demselben Nodus, in der Achsel des Laubblattes ein Cirrhus.

auftritt, wo strenge Regelmässigkeit nützlicher für sie wäre, so ist sie nur ein Beweis dafür, dass die morphologischen Principien, welche wir in die Pflanze hineinlegen, sich nicht mit den Lebensaufgaben derselben decken.

Dem Cirrhus ähnlich, aber viel seltener bei Kletterpflanzen, ist das Flagellum. So bezeichnet man dünne, peitschenförmige Sprossungen, deren Besetzung mit rückwärts gerichteten scharfen Stacheln und Haken von höherem Werthe als dem von Emergenzen dieselben auf eine ganz andere Weise, als es bei den Ranken der Fall ist, zum Festhalten der Pflanze geeignet macht. In keiner Familie sind sie so zahlreich und so mannigfach ausgebildet als bei den Palmen, wo ihrer schon oben Erwähnung geschah.

Die Gattungen *Calamus* und *Daemonorops* u. a. sind deswegen besonders beachtenswerth, weil sie an einer und derselben Pflanze Flagellen von verschiedenem morphologischen Werthe ausbilden. Zumeist nämlich läuft die Mittelrippe der Blätter in eine lange stachlige Peitsche aus, an der die Segmente durchaus fehlen; ausserdem aber bilden sich axilläre Flagellen in den Blattscheiden, welche den den Blüthenkolben stützenden Tragblättern vorhergehen und als Zeichen der Blühbarkeit dienen; diese sind den aus den Blattmittelrippen entstandenen durchaus ähnlich, sind völlig blattlos, und sind daher als caulogene Flagellen von den ersteren als phyllogenen zu unterscheiden. Bei *Desmoncus* dagegen ist das Flagellum wiederum vom Range der Spitze der Mittelrippe, trägt aber statt der Stacheln aus Segmentmetamorphose entstandene rückwärts gerichtete Dornen; bei dieser Gattung geht also die Metamorphose vielmehr an den Segmenten als an der Mittelrippe vor sich, und nur der physiologische Zweck bleibt neben einer äusserlichen Aehnlichkeit derselbe.

Phyllocladien und Phyllodien. — Oft müssen die Caulome eine von ihrem allgemeinen Verhalten abweichende Gestalt annehmen, wenn die Laubblätter als Ernährungsorgane nicht, oder nur sehr rudimentär ausgebildet sind. Es genügt zwar in vielen Fällen, um die Function der Blätter zu ersetzen, eine intensive Ergrünung der jüngeren Stengel, wie bei *Casuarina*, bei fleischigen Cactaceen und Euphorbien, an denen sich die normal blatttragenden Stellen sowol äusserlich als anatomisch gut nachweisen lassen und daher zum Beweise dienen, dass die morphologische Gesetzmässigkeit durch die Mechanik des Lebens nur zurückgedrängt, nicht völlig aufgehoben zu werden pflegt. Da aber zu einer kräftigen Kohlensäureassimilation eine grössere Flächenausdehnung gehört, als runde Stengel sie besitzen, so enthalten solche »blattlose« Pflanzenfamilien auch viele Repräsentanten mit blattähnlich verbreiterten Caulomen; diese letztere Metamorphose bezeichnet man als Phyllocladien. Die schöne Cactacee *Epiphyllum* ist ein gutes Beispiel dafür, ferner die Section *Xylophylla* aus der Gattung *Phyllanthus (Euphorbiaceae)*, und wol keines bekannter als *Ruscus* aus der Familie der Smilaceen, wo die Blüthenstände auf Blättern zu entspringen scheinen in der Achsel eines kleineren, dem grösseren mitten aufgesetzten Blattes; das grössere Blatt ist eben ein Phyllocladium. Mit diesem Begriff nicht zu verwechseln ist das Phyllodium, welches eine blattartige Verbreiterung des Petiolus bedeutet, und also zu den speciellen Metamorphosen eines Phyllomtheils in einen anderen gehört. Es ist oft schwierig, zwischen Phyllodien und sitzenden Blättern zu entscheiden; denn das äussere Ansehen derselben ist das nämliche. Man lässt sich oft nur durch die Verwandtschaft bestimmen, erklärt z. B. die schmalen, einfachen und sitzenden Blätter von *Genista* für Phyllodien, weil die verwandten Gattungen *(Cytisus* etc.) gedreite oder überhaupt zusammengesetzte Blätter mit

Stiel besitzen. Oft ist aber diese Metamorphose viel augenfälliger, wie bei *Acacia heterophylla*, welche vielfach zusammengesetzte Blätter neben einfachen, schmal lanzettlichen, ungestielten trägt; letztere als aus dem etwas verbreiterten Blattstiel entstanden zu deuten, ist um so natürlicher, als sie zuweilen hier und da ein Blättchen von der Grösse und Form der übrigen Blättchen hervorspriessen lassen.

Knollen und Zwiebelbildungen. — Eine ebenso allgemeine und häufige als wichtige Metamorphose, welche sowol für Caulome als Phyllome und Rhizicome Gültigkeit hat, ist das Anschwellen derselben in den perennirenden Organen zur Aufnahme grösserer Mengen von Reservestoffen, wobei diese Nahrungsbehälter eine kugelige Gestalt und fleischige Textur anzunehmen pflegen und entweder die Vegetationspunkte der schlummernden Achsen in sich einschliessen (Phyllome und Caulome) oder wenigstens mit denselben in nächster Verbindung stehen (Rhizicome). Diese perennirenden Organe sollen allgemein als Knollen *(Tubera)* bezeichnet werden, und zwar muss man bei ihnen, wie Irmisch [Zur Morphologie der monocotyl. Knollen und Zwiebelgewächse, Berlin 1850] zuerst hervorgehoben hat, nach den Sprossungen, welche die Metamorphose des perennirenden Organs vollziehen, unterscheiden zwischen caulogenen, rhizogenen und phyllogenen Knollen. Erstere übersetzen wir mit Stengelknollen, die zweiten mit Wurzelknollen; für die dritte Art aber ist seit langer Zeit der besondere Name Zwiebeln *(Bulbi)* in Gebrauch, und derselbe mag erhalten bleiben, da das Aussehen dieser Art von den beiden vorigen erheblich abweicht und eine rationelle Terminologie überhaupt nicht mehr beabsichtigt wird, so wünschenswerth sie ursprünglich gewesen wäre. — Wir finden also, dem Lebenszweck entsprechend, Knollen und Zwiebeln als unterirdische Bildungen. Die Wurzelknollen sind die einfachst gebauten: die Metamorphose der gewöhnlichen Wurzeln erstreckt sich auf ein Anschwellen zu rundlicher, oft durch Seitensprossungen ausgezackter Form; dieselben bilden sich gewöhnlich zeitlich vor den Theilen, die mit ihnen zu einer Achse gehören, aus und gehen mit denselben zu Grunde; doch können sie auch durch Verbindung mit den inzwischen entstandenen Neubildungen die übrigen Theile überdauern. Die caulogenen Knollen dagegen besitzen stets eine grosse Zahl von Niederblättern, deren Ausbildung oft allerdings sehr unerheblich ist; aber ihre Gegenwart bedingt zugleich die Ausbildung axillärer Zweige, so dass z. B. die in Spiralstellung an den Kartoffelknollen sichtbaren kleinen Schuppen zugleich die Bildungspunkte (»Augen«) der Stengel sind, welche in ihren Achseln nach der Winterruhe hervorspriessen. Da die Rhizome schon an und für sich verdickt und nicht selten auch verkürzt sind, so ist es oft der Willkür anheimgegeben, wann man für eine perennirende Caulombildung den Namen »Knolle« anwenden will; es geschieht in der Regel dann, wenn die Form eine so ausgezeichnete ist wie bei der Kartoffel, oder wenn sie der Zwiebelbildung im Gesammtumriss gleicht. Auch bei den Stengelknollen sind in Bezug auf zeitliche Ausbildung zwei Fälle zu unterscheiden: Entweder gehört die Knolle mit den Neugebilden (für die nächste Vegetationsperiode bestimmt) zu einer Achse und bildet sich vor den anderen Theilen aus, während alle älteren Gebilde zu Grunde gehen (Kartoffel); oder sie bildet sich erst später (durch Verdicken der Achse) aus als die übrigen Theile, welche mit ihr zu derselben Achse gehören, und bleibt erhalten zur Ernährung von einem oder mehreren Seitensprossen, die in den oberen Blattachseln gebildet sind; in diesem letzteren Falle also ernährt die austreibende Knolle nicht Vegetationspunkte ihrer eigenen Achse, sondern axilläre Zweige derselben (*Ranunculus bulbosus, Crocus, Colchicum* etc.). Beim Austreiben dieser Knollen bilden sich gleichzeitig mit den oberirdischen

Stengeln und Blättern seitliche Wurzeln, die bald aus der Basis der ausgebildeten vorjährigen Knolle ausbrechen (*Crocus*), bald aus den neugebildeten axillären Sprossen selbst (*Arum*). Während die Blätter (Niederblätter) an den Knollen bald zu verwesen pflegen und die Knolle dadurch nackt wird, so giebt es dagegen auch viele andere, deren dünne und oft papierartige, oder in ein Fasernetz sich auflösende Niederblätter vertrockenen und als Hülle um die Basis der Knolle erhalten bleiben; die letztere Form heisst Tuber tunicatum und zeigt sich sehr mannigfaltig bei *Crocus*.

Diese letzte Modification der Knolle ist der Zwiebel am ähnlichsten; bei beiden ist nur die Ablagerung der Reservestoffe verschiedenartig, nämlich bei der Knolle im Caulom, so dass die Blätter, sofern sie erhalten bleiben, an Masse dagegen nachstehen, bei der Zwiebel aber in den sehr zahlreichen, fleischigen Niederblättern, welche im Vergleich mit ihrer Achse die Hauptmasse des ganzen perennirenden Organs ausmachen. Der Längsschnitt durch jede echte Zwiebel lässt dies deutlich erkennen; zugleich geht aber auch die nahe Verwandtschaft und die Schwierigkeit scharfer Trennung zwischen Zwiebel und Knolle daraus hervor, da in dem Falle, wo die Reservestoffbehälter sowol caulogenen als phyllogenen Ursprungs sind, eine Doppelbezeichnung eintreten muss, und dort weder eine echte Zwiebel noch Knolle vorhanden ist. Solche Uebergänge giebt es in der That; auch darf man hier wie in ähnlichen Fällen das Vorhandensein der Uebergänge nicht beklagen, sondern man hat es als eine nothwendige Folge morphologischer Begriffsbildungen gegenüber dem freien Walten der physiologischen Mechanik anzusehen.

Auch bei den Zwiebeln tritt wie bei den Knollen eine Unterscheidung nach dem Alter der Nährblätter ein, je nachdem sich dieselben früher oder später als die derselben Achse angehörigen übrigen Theile ausbilden. In vielen Fällen entwickeln sich die augenblicklich hervortreibenden Blätter und Blüthenstengel aus Reservestoffen, welche aus den Zwiebelschuppen des Vorjahres herstammen (*Galanthus*, *Fritillaria* etc.), in anderen dagegen aus denen der zweitvorjährigen Periode (*Muscari*, *Leucojum* etc.).

Die hier nur flüchtig angedeuteten Bildungsverschiedenheiten der Knollen und Zwiebeln sind für die Biologie der einzelnen Arten, welche sie besitzen, sehr wichtig und dienen zu deren specieller Charakterisirung. Es lassen sich noch mehr Unterschiede aufzählen, so z. B. in der dichten Uebereinanderlagerung der einzelnen Zwiebelschuppen (Bulbus tunicatus) und dem lockeren Gefüge derselben (Bulbus squamosus); es sei aus Mangel an Raum auf die speciellen Beschreibungen der Knollen- und Zwiebelpflanzen, namentlich von IRMISCH [l. c. und in späteren Abhandlungen], hingewiesen.

Im Vorhergehenden ist diese Metamorphose besprochen als zu dem Zwecke vorhanden, das Leben des Individuums zu erhalten unter Umständen, wo ein Perenniren auf die gewöhnliche Art und Weise nicht statthaft erscheint. Denn es mag darauf hingewiesen werden, dass die Knollen- und Zwiebelpflanzen ihr Maximum in Klimaten mit langer regenloser Ruheperiode erreichen und in regenreicheren Klimaten an solchen Standorten aufzutreten pflegen, wo durch die localen Bedingungen eine ähnliche Vegetationsbedingung erzielt wird. — Die Bildung von Knollen und namentlich von Zwiebeln findet aber auch vielfach im Phanerogamenreich zum Zweck der vegetativen Vermehrung statt. Nicht nur meine ich damit die Bildung von Tochterzwiebeln in den Achseln der Hauptzwiebelschuppen, denn diese Vermehrung ist die normale Verzweigung der Zwiebelpflanzen; ich meine vielmehr jene eigenthümliche Bildung von Zwiebelchen (Bulbilli),

die schon oben in Fig. 3 von *Polygonum viviparum* dargestellt wurde und welche sich von der gewöhnlichen Zwiebelbildung physiologisch dadurch unterscheidet, dass diese letztere nur die jugendlichen Stadien der Tochterpflänzchen angeht, dass sie nur zum Zweck der sicheren Vermehrung und Lebenserhaltung der vegetativen Keimlinge auftritt, und dass die aus letzteren herangewachsenen Pflanzen die Zwiebelbildung nicht mehr beibehalten. Die Bildungsweise dieser Bulbillen ist von PETER [Untersuchungen über den Bau und die Entwicklungsgeschichte der dicotyledonischen Brutknospen; Dissert. Göttingen 1862 und spätere verm. Ausgabe] untersucht worden, der für sie als Generalbezeichnung Brutknospen einführt. So verschiedenartig die Stellung, das Aussehen, die Vermehrung, das Auswachsen der Brutknospen auch ist, und so interessante biologische Merkmale daraus hervorgehen (man vergl. die Bulbillen von *Polygonum* und *Allium* mit den axillären von *Dentaria* und den unterirdischen von *Saxifraga granulata*, etc.), so ergeben sich doch aus ihnen keine principielle Verschiedenheiten von dem bisher Gesagten. Recapituliren wir nochmals in Kürze, so wird klar geworden sein, dass diese wichtige Metamorphose zwar bei allen drei Sprossungsklassen vorkommt, am häufigsten aber Caulome und Phyllome oder beide ergreift, das betreffende Caulom theils als relative Hauptachse, theils als axilläre Sprossachse.

Haustorien. — Die Wurzeln theilen eine Metamorphose mit den nicht differenzirten Thallomen parasitischer Phanerogamen: sie werden zum Zweck der Ernährung des Parasiten zu Haustorien. Bei vielen thallophytisch wachsenden Phanerogamen (Balanophoraceen, Rafflesiaceen) vollzieht der Thallus mit seiner ganzen Grundfläche das, was bei anderen bestimmte von ihm ausgesendete Fäden leisten (vergl. Figur 2), oder was bei hoch differenzirten Parasiten (*Cuscuta*) die überall aus dem Stengel hervorbrechenden und in die Nährpflanze auf kurze Strecke eindringenden adventiven Wurzeln vollziehen. Die Verschmelzung des Gewebes dieser Haustorien mit dem der Nährpflanze ist oft eine so innige, dass auch bei genauer anatomischer Untersuchung eine scharfe Grenzlinie zwischen beiden nicht zu erkennen ist. —

Blattmodificationen. — Es sei nun noch auf die Mannigfaltigkeit der Formen hingewiesen, welche das Blatt speciell annehmen kann, um den Ernährungszwecken zu genügen, oft an einer und derselben Pflanze. Dieselben kann man gleichfalls zu den Metamorphosen rechnen, insofern als sie singuläre Erscheinungen zum Untergrunde haben, welche von dem in der Blattmorphologie besprochenen Normalen abweichen. Dahin gehört die Erscheinung der Heterophyllie, unter der man die Erscheinung versteht, dass einige Pflanzen in fortlaufender Spirale am Stengel verschieden gestaltete Blätter besitzen. Dies zeigt sich besonders an schwimmenden Wasserpflanzen, deren völlig untergetauchte Blätter im Aussehen und inneren Bau von den oberen Schwimmblättern völlig abzuweichen pflegen. Es gehören dann besonders die Fälle hierher, in denen die Laubblätter zu ganz eigenartiger Ernährungsweise eine ebenso eigenartige Form erhalten, wie dies bei vielen insektenfressenden Pflanzen der Fall ist.

Da sind die Blasen von *Utricularia*, die Schläuche von *Sarracenia* und *Darlingtonia*, die Ascidien oder Kannen von *Nepenthes* und andere zu Fangapparaten metamorphosirte Blätter besonders beachtenswerth, und ihre Beschreibung dürfte hier nicht fehlen, wenn dieselbe nicht schon in der Abhandlung über die insektenfressenden Pflanzen (pag. 122—138) ausführlich gegeben wäre.

Jedenfalls sind gerade die Blätter dieser Pflanzen ein auffälliger Beweis dafür, dass die Anpassung an äussere Verhältnisse die Gestalt der Pflanzen sehr zu ver-

ändern vermag, dass sie aus ursprünglich gegebenen Sprossungen etwas nicht unerheblich Verschiedenes entstehen lässt. Wenn diese Freiheit der Form in den vegetativen Sprossungen zur Erzielung der zweckmässigsten biologischen Einrichtung des Individuums und seiner vegetativen Abkömmlinge herrscht, wenn sie zu Wurzeln, Stengeln und Blättern beliebig greift, um deren sonst so verschiedene Gestalt einheitlich zu verändern, sei es in Dornen, in Ranken oder in Nahrungsreservoire, so können wir erwarten, dass zum Zweck der bei den Phanerogamen niemals fehlenden sexuellen Fortpflanzung und Vermehrung aus den dazu verwendeten Sprossungen durch erhöhte Metamorphose, besser gesagt durch Gestaltsveränderung zu eben diesem sexuellen Zwecke, etwas ganz Neues hervorgeht. Dies sind die Blüthen.

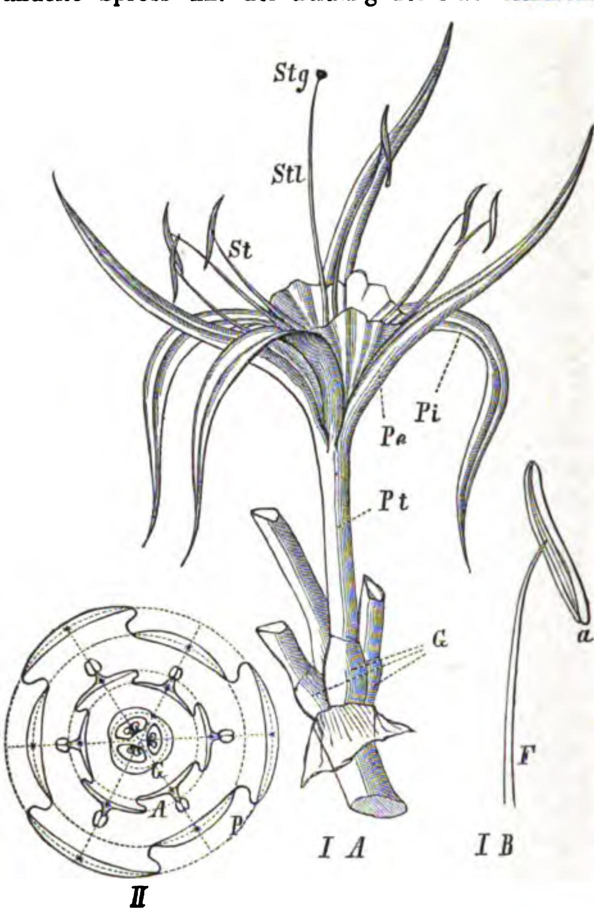
Sexuelle Metamorphose. — Der Befruchtungsakt geht bei den Phanerogamen stets in der Luft vor sich (man hat sie deshalb neuerdings auch Aërogamen genannt), und daher spielt die Wurzel bei der Blüthenproduction keine direkte Rolle. Aber besondere Sprossungen werden zu den Sexualorganen umgestaltet, und soweit dieselben axil sind, haben sie auch in der Blüthe ihren Caulomcharakter; soweit sie dagegen seitliche Ausgliederungen erzeugen, haben letztere die allgemeinen Eigenschaften von Phyllomen. Aber die Principien, welche für die bislang betrachteten Caulom- und Phyllombildungen galten, sind ungleich einfacher als die jetzt in der Blüthe herrschenden, und nur das allgemeinste bleibt bei beiden gleich. Denn es herrscht in der Phanerogamenblüthe eine Mannigfaltigkeit der Form, welche bei der Gleichartigkeit des Befruchtungsvorganges überraschend wirkt; wir können nämlich wohl verstehen, dass die Vegetationsorgane dem Klima und Standort entsprechend sich in der oft geschilderten Weise verändern, aber weswegen das Zustandekommen des Sexualaktes unter einer so unendlichen Mannigfaltigkeit der äusseren Form stattfinden muss, und weswegen gerade diese Form hartnäckiger vom Individuum festgehalten und auf die Art vererbt wird und als oft einzig sicheres Merkmal der Verwandtschaft in den Phanerogamen gelten kann, dafür entzieht die Ursache sich der Beobachtung und es ist diese Thatsache als ein Naturgesetz »per se« zu betrachten. Wir haben nun zunächst den Sexualakt der Phanerogamen selbst zu betrachten, und nachdem wir so die sichere Basis für die Kenntniss der Blüthe gewonnen haben, wird uns deren Formenreichthum beschäftigen.

III. Abschnitt.

Die Sexualität der Phanerogamen.

Begriff der Blüthe. — Die Sexualität der Phanerogamen geht stets an von den vegetativen Sprossungen auch äusserlich scharf abgegrenzten Organen vor sich, welche zur Ernährung der ganzen Pflanze niemals verwendet werden, sondern im Gegentheil von den Ueberschüssen derselben zehren und oft die ganze disponible Kraft für sich in Anspruch nehmen und somit zum Tode der Pflanze führen; als Endresultat sind dafür dann aber mehrere, oft sehr viele Tochterpflanzen im geschlechtlichen Sinne geliefert, welche die Art erhalten. Alle zu Sexualzwecken allein dienenden Sprossungen der Phanerogamen nennen wir Blüthen (Flores), und es soll also dieser letztere Begriff zunächst nur diese physiologische,

nicht aber auch eine genaue morphologische Definition erhalten. Alle Phanerogamen blühen, viele nur einmal zum Schluss ihres Lebens, viele andere wiederholt und viele intermittirend; ob aber das Leben der ganzen Pflanze durch die Blüthe zu Grunde geht oder nicht, jedenfalls geht der zu Sexualorganen umgewandelte Spross mit der Bildung der Nachkommenschaft seinem eigenen Ende entgegen, und jedes Sexualorgan stirbt sogleich ab, nachdem es einmal seinen Zwecken gedient hat. Die Geschlechtsthätigkeit wird dem Thierreich conform als männlich und weiblich bezeichnet. —



(B. 150.) Fig. 16.

Blüthe von *Hymenocallis adnata*, HERB., (verkleinert). I A Blüthenstand von 4 Blumen, von denen 3 abgeschnitten sind; G unterständiges Germen, P t Tubus des Perianthium, P e äussere Perianthiumsegmente, P i innere Segmente; S t die 6 Staminen; S t l der sich auf G erhebende und in P t eingeschlossene, oben frei herausragende Stylus, S t g dessen Stigma. I B ein einzelnes Stamen vergrössert, F Filament, a Anthere, auf dessen Spitze mitten befestigt. — II das Blüthendiagramm auf 5 concentrischen Kreisen aufgebaut; P zwei Perianthiumcyclen, A zwei unter sich verwachsene Staminalcyclen (Androeceum), G ein Cyclus von 3 Ovarien, verwachsen (Gynaeceum); der centrale Stylus mit Stigma muss im Centrum des Ganzen stehend ergänzt werden.

Die Componenten der Blüthe. — Um die Sexualorgane, ihre Wirkungsweise und ihr morphologisches Verhalten kennen zu lernen, greifen wir aus dem Chaos der Blüthen eine zum Beispiel geeignete heraus:

Wir sehen die Blüthe — als Beispiel ist zunächst eine Amaryllidee gewählt, Fig. 16 — sich erheben auf einem grünen Knöpfchen (Fruchtknoten, Germen, G), welches die empfängnissfähigen Zellen des weiblichen Sexualorgans enthält, äusserlich aber nicht sichtbar, da sie vollständig umschlossen sind bei den Mono- und Dicotyledonen. Wir erkennen dann in den Theilen eines sich auf G erhebenden Rohres (P t) deutlich Phyllome, welche aber bei dieser Blüthe, wie es in der Blattregion nur sehr selten geschah, mit einander auf eine lange Strecke völlig verwachsen sind, obgleich sie zwei verschiedenen Kreisen angehören, indem drei aufrechte einem äusseren, drei andere herabgebogene einem inneren Cyklus angehören. Wenn nun auch diese Verwachsungsart unter den Phanerogamen - Blüthen selbst zu den selteneren Fällen gehört, so sei doch schon hier darauf hingewiesen,

um zu zeigen, dass in der Blüthe viel complicirtere Verhältnisse herrschen als in der vegetativen Region, und dass wir an die Blüthe nicht mit den Regeln allein herangehen dürfen, welche in letzterer maassgebend waren; die Blätter der Blüthe haben trotz ihrer wahren Phyllomnatur eigenartige Charaktere. Die eben genannten sechs Blätter zeigen nichts von Sexualorganen, und alle diese Phyllome, welche den Cyklen derselben vorhergehen oder sich (wie in Fig. 16) auf dem Germen erheben, sollen mit dem gemeinschaftlichen Namen Perianthium belegt werden. Auf sie folgt die Gesammtheit der männlichen Geschlechtsorgane, welche als Androeceum bezeichnet wird; dasselbe besteht in Fig. 16 gleichfalls aus zwei Cyklen (A im Diagramm), drei inneren und drei äusseren Phyllomen, die ihre kaum erkennbare Blattnatur hier wenigstens durch eine mit dem Perianthium gemeinsame Eigenschaft verrathen: auch sie sind nämlich unter sich in einen breiten Trichter verwachsen, der selbst wiederum mit dem Perianthium zusammenhängt, und aus dem sich die 6 freien Organe in derselben Orientirung erheben wie die Perianthiumblätter. Während sich der Name »Androeceum« nur auf die Totalität der männlichen Phyllome bezieht, nennt man ein einzelnes derselben Stamen, Staubgefäss, wie es Fig. 16, IB deutlicher zeigt. Auf dem langen Stiele, dem Filament oder Staubfaden (F) balancirt die Anthere (a), welche in sich eine grosse Menge einzelliger Körner, den Pollen ausbildet; dieser repräsentirt die befruchtungsfähigen Zellen der Phanerogamen, auf deren Anregung hin die im Germen eingeschlossenen empfängnissfähigen Zellen des weiblichen Geschlechtsapparates zur Weiterbildung durch Befruchtung befähigt werden, sobald als zwischen beiden eine leitende Verbindung hergestellt ist. Diese letztere übernimmt in dem Gynaeceum, wie wir die Totalität der zu weiblichen Sexualorgane entwickelten Phyllome nennen, der Stylus oder Griffel (Stl in Fig. 16), welcher an seiner Spitze Zellen entwickelt, welche durch Form und Inhalt (es sind drüsige Papillen) zum Festhalten der Pollenkörner geeignet sind; diese führen den Namen Stigma, Narbe. In sehr vielen Fällen, wo das Gynaeceum aus einem Cyklus von empfängnissfähige Zellen ausbildenden Blättern besteht, die in den Samenknospen (Eier, Ovula, Gemmulae) enthalten sind, pflegen diese eibildenden Phyllome mit einander zu verwachsen, wie es auch in Fig. 16 gezeichnet ist. Ein einzelnes dieser zur Ausbildung von Samenknospen bestimmten Phyllome wird Ovarium genannt; die Zahl derselben ist bei der als Beispiel benutzten Hymenocallis 3, und dieselbe Zahl kehrt in den Theilungen des Stigma wieder, welches in den zur Zeit der Befruchtung auseinander tretenden Spitzen die Verwachsungszahl der auch den Stylus erzeugenden Ovarien angiebt. Der Befruchtungsakt verläuft nun in Kürze so: Pollenkörner gelangen auf das Stigma; hier verlängern sie ihren einzelligen Körper durch Ausstülpung eines zu bedeutender Länge auswachsenden Schlauches, und dieser Schlauch wächst, genährt durch die Säfte des Stylus, in letzterem herab, fortgeleitet an der Tela conductoria, dem leitenden Zellgewebe desselben; sie gelangen so endlich in den Behälter der Ovarien, wo dieselben die Ovula, die Samenknospen entwickelt haben, und denselben nenne ich Germen, wenn man einen deutschen Namen dafür verlangt, den Fruchtknoten. Der Saft des Pollenschlauches geht nun diosmotisch auf die empfängnissfähige Zelle der Samenknospe über, von je einem auf je eine, und befruchtet dieselbe, so dass sie zur weiteren Entwicklung und zum Auswachsen in einen Embryo befähigt wird.

Eintheilung der Blüthen. — Um die hier nur ganz flüchtig angedeuteten Verhältnisse später um so genauer erörtern zu können, kehren wir erst noch ein-

mal zur Betrachtung der ganzen Blüthe zurück. Drei Hauptkreise waren an derselben zu unterscheiden, ein einfacher oder mehrfacher Phyllomcyklus ohne sexuelle Thätigkeit, der ein- oder mehrfache Cyklus männlicher, und der weiblicher Organe. Dieselben sollen ein- für allemale bestimmte Zeichen erhalten, um eine kürzere Bezeichnungsweise zu ermöglichen, und zwar soll P das Perianthium, A das Androeceum, und G das Gynaeceum bedeuten. Wenn wir nun auch eben an dem Beispiel Fig. 16 sahen, dass dort P, A und G zusammen in regelmässiger Aufeinanderfolge auftreten, so ist dies doch nicht allgemein, und man unterscheidet daher diese Blüthen als vollständige (Flos completus) von solchen, denen irgend eine der genannten Phyllomgattungen abgeht. Es sind nun folgende Combinationen möglich:

P A G	= Flos completus	
P A	= Flos masculinus (♂)	Flores chlamydei diclines
P G	= Flos femineus (♀)	
A G	= Flos monoclinis achlamydeus (vel nudus).	
A	= Flos nudus masculinus (♂)	Flores nudi diclines
G	= Flos nudus femineus (♀)	
P	= Flos sterilis	

Tritt nämlich eine Trennung der Geschlechter ein, so dass die eine Blüthe nur männliche, die andere nur weibliche zeugungs- resp. empfängnissfähige Organe producirt, so nennt man die Blüthen diclin, während man die Vereinigung beider Geschlechter in einer Blüthe mit monoclin (früher allgemein mit hermaphrodit) bezeichnet und dafür das Zeichen ☿ anwendet. Der allgemeinste Ausdruck für das Perianthium der Blüthen ist Chlamys; diejenigen Blüthen, welche dasselbe nicht besitzen, nennt man daher achlamydeïsch oder nackt. Der letztgenannte Ausdruck, »sterile Blüthen«, ist nach der vor kurzem gegebenen physiologischen Definition der Blüthe eigentlich ein Unding; denn wenn der Charakter der Blüthe in der Sexualität liegen soll und wir nur solche mit sexuellen Eigenschaften begabte Combinationen von Sprossungen als Blüthen bezeichnen wollen, so giebt es keine solche Blüthen, denen die Sexualorgane völlig abgehen. Und doch muss auch diese Ausnahme gestattet werden; denn manche der (überhaupt selten vorkommenden) sterilen Blüthen wirken doch beim Sexualakte indirekt mit, indem sie, wie die Strahlblumen von *Centaurea*, durch ihre auffällige Form und Farbe die die Kreuzung der Geschlechtsblüthen vermittelnden Insekten herbeilocken und als »Landungsplätze« für dieselben dienen. In anderen Fällen ist das Vorkommen der sterilen Blumen nur ein teratologischer Prozess, von dem namentlich die Gärtnerei Anwendung macht, um an Stelle der sexuellen Phyllome eine grössere Zahl von äusseren Perianthiumblättern zu erhalten; so entstehen die »gefüllten« Blumen. Auch die Natur liefert solche, wie z. B. an *Ranunculus bulbosus* [nach Magnus, Sitzungsber. des botan. Vereins d. Prov. Brandenbg., 28. Jun. 1878], wo die Blüthenachse fortwährend nur Perianthiumblätter anlegt, und ebenso an vielen anderen Pflanzen. Solche teratologische Prozesse aber dürfen, so interessant und lehrreich sie sind, nicht die nothwendigen Begriffsbildungen entkräften; teratologisch müssen sie in dem letzteren Falle sein, weil die Blumen hier keine physiologische Rolle haben. —

Benennungen im Perianthium. — Mit den angegebenen Bezeichnungen ist der Reichthum der bei Blüthenbildungen vorkommenden Variationen noch nicht erschöpft; es fehlt noch eine genauere Bezeichnung der Verschiedenheiten im Perianthium und in der Geschlechtsvertheilung, wodurch unter den durch Formeln

ausgedrückten fünf Hauptfällen Untergruppen entstehen, die die Zahl noch beträchtlich vergrössern.

Das Perianthium besteht nicht immer aus mehreren Cyklen, in vielen Blüthen nur aus einem einzigen, in welchem Falle man die Blüthen monochlamydeïsch zu nennen pflegt (in Bezug auf den Begriff »Cyklus« verweise ich auf das pag. 613 über Phyllotaxis Gesagte, bemerke jedoch, dass gleichartige »Complexe« von spiraligem Aufbau in ihrem Wesen den scharf abgegrenzten Cyklen völlig entsprechen, weshalb ich den Namen Cyklus immerfort anwenden werde; später werde ich auf diese Verhältnisse ausführlicher zurückkommen). In diesem Falle heisst das Perianthium Perigonium und ein einzelnes der dasselbe bildenden Phyllome Tepalum. Besteht das Perianthium aus zwei nur durch die Stellung als innerer und äusserer Cyklus unterscheidbaren Gliedercombinationen, welche in der Gleichartigkeit (Farbe, Textur und meistens auch Grösse und Form) so weit gehen können, dass sie sogar zu einem scheinbar einheitlichen und doppelgliedrigen (scheinbar 6gliedrigen bei *Hymenocallis*, Fig. 16) Cyklus verwachsen, so wendet man den speciellen Namen Perianthium aequale hierfür an, behilft sich wol auch mit dem Namen Perianthium allein. Während die eben besprochene Bildung für die Mehrzahl der Monocotyledonen gültig ist, besitzen die Dicotyledonen einen anderen Typus; bei ihnen nämlich pflegt das Perianthium in zwei Abtheilungen zu zerfallen, die sich auffällig durch Grösse und Färbung unterscheiden, so dass diese Blüthen dichlamydeïsch genannt werden können; jede der beiden Abtheilungen muss mindestens aus einem vollen Cyklus oder Complex von gleichartigen Organen bestehen, hat aber nicht selten eine viel grössere Zahl aufzuweisen. Die äussere, in der Regel durch grüne Färbung und geringere Grösse vor der inneren ausgezeichnete Abtheilung wird als Kelch, Calyx, die innere dagegen als Blumenkrone, Corolla bezeichnet; ein einzelnes Kelchblatt führt den Namen Sepalum, ein einzelnes Blatt der Corolle dagegen Petalum, und vorzüglich mit dem letzteren Worte sind eine Reihe für die Classification der Phanerogamen wichtige Ausdrücke verbunden. Das einzelne Blatt des »Perianthium aequale« hat keine besondere Bezeichnung, auch genügt der Ausdruck Phyllum dafür vollständig.

Trennung der Geschlechter. — Für die Geschlechtsvertheilung der diclinen Blüthen ist der Umstand von Wichtigkeit, ob beide Geschlechter sich in getrennten Blüthen derselben Pflanze finden, in welchem Falle man von Monoecie spricht; sind dagegen die Blüthen der ganzen Pflanzen unisexuell, haben wir also nicht nur die Blüthen, sondern auch die Pflanzen als männliche und weibliche zu unterscheiden, so nennt man dieselben dioecisch. Auch diese Trennung ist nicht durchgreifend, und namentlich kommen in manchen Blüthenständen monocline Blüthen mit diclinen gemischt vor; man nennt dieselben polygamisch.

Die von mir hier gegebene Terminologie ist nicht die alleinige der descriptiven Botanik, namentlich was die Anwendung der Ausdrücke Gynaeceum, Ovarium und Germen anbetrifft. Es herrscht aber in Bezug darauf eine unangenehme Synonymik, und da ich von den seit langer Zeit in der Botanik angewendeten Terminis nur die mir am passendsten scheinenden ausgesucht, nicht aber zu den vorhandenen neue gebildet habe, so halte ich mich zu dieser Auswahl für berechtigt, um so mehr, als ich dieselbe schon seit mehreren Jahren publicirt habe, ohne dass ein Widerstreit erfolgt wäre. Auch gilt hier wie in anderen Fällen der Satz, dass es auf das Wort nicht ankommt; aber die Terminologie soll doch möglichst einheitlich, präcis und rationell sein. Für den weiblichen Geschlechtsapparat ist noch am häufigsten das alte Wort »Pistillum« im Gebrauch, welches ich durch bessere ersetzt zu haben hoffe. Der Ausdruck »Carpellum« an Stelle für Ovarium wird von mir zur Terminologie der Frucht aufgespart.

Verschiedenheit des Sexualaktes. — Kehren wir nun zu dem Befruchtungsakte der Phanerogamen zurück, so müssen wir dieselben hier in zwei, der Zahl der in ihnen enthaltenen Pflanzen nach sehr ungleiche Gruppen eintheilen, in die Angiospermen und Gymnospermen, für welche systematische Abtheilungen man in der Neuzeit auch die Synonyme Metaspermen und Archispermen angewendet findet, die den Namen rationeller zu gestalten bestimmt waren. Die erstere Abtheilung umfasst die Klassen Dicotyledonen und Monocotyledonen, die zweite die Familien der Coniferen und Cycadeen; dass hier eine solche Trennung eintreten muss, besagt nur, dass der Befruchtungsakt der Phanerogamen in zwei wesentlich verschiedenen Weisen vor sich geht, welche nach einander zu besprechen sind; stellen wir nun die Gewächse zusammen, welche die eine Art, und diejenigen, welche die andere Art des Sexualaktes zeigen, so finden wir, dass dieselben auch eine Fülle anderer morphologischer Eigenschaften unter sich gemeinsam haben, und so dienen denn die Sexualakte zugleich als schärfste Charaktere dieser zusammengestellten Gruppen. Während die Systematik letztere im Detail auszubauen hat, überliefert sie der Morphologie, auf die sie sich stützt, dieselben als etwas Fertiges und Abgerundetes, und so bedienen wir uns auch hier der Generalisirung unter Bezugnahme auf die unter wechselseitiger Hülfe gewonnenen Gruppen; zunächst betrachten wir die Angiospermen.

Vorgänge bei den Angiospermen; a) Ausbildung der männlichen Organe. — Die Staminen entwickeln sich in der Regel aus der Blüthenachse, welche ein gestauchtes Caulom darstellt und mit dem Namen Torus belegt wird, seitlich nach der Art von Phyllomen, sehr selten terminal als abgegliederte Verlängerung des Torus selbst, resp. des Blüthenstiels (s. unten). In allen Fällen durchzieht ein Fibrovasalstrang das Filament und geht auch in dessen Verlängerung, das Connectiv hinein, über dessen mannigfache Ausbildung man das unten zu Besprechende und die Fig. 33 vergleiche. Will man eine oberflächliche Vergleichung der Staminen mit Laubblättern weiter ausführen, so kann man das Filament dem Petiolus, das Connectiv dem Medianus, die rechts und links daran befestigte Antherenhälfte dem rechten und linken Theile der Lamina als entsprechend bezeichnen, ohne damit jedoch ein morphologisches Räthsel gelöst zu haben; denn ein Stamen wie Fig. 16, I B zeigt mit seiner aufgehangenen Anthere schon eine grosse Abweichung. Die zwei Antherenhälften wollen wir als deren Büchsen (Thecae) bezeichnen; jede Anthere ist demnach normal dithecisch. Die Thecen bekommen äusserlich eine kräftige Epidermis, legen aber im Innern, gewöhnlich aus zwei longitudinalen Reihen der äussersten Periblemschicht entstehend, durch bedeutende Vergrösserung der betreffenden Zellen wiederum je zwei Fächer an, so dass jede normale Anthere vierfächerig ist. Mannigfache Abweichungen kommen im vollendeten Bau vor, welche zur speciellen Morphologie der Staminen und Systematik der natürlichen Familien gehören, hier daher nicht weiter zu erwähnen sind; aber Engler [Beiträge zur Kenntniss der Antherenbildung der Metaspermen; Pringsheim's Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, vol. X, 1875] hat durch entwicklungsgeschichtliche Untersuchung der gewöhnlichen Form und der Ausnahmefälle nachgewiesen, dass sich alle auf einen gemeinsamen Grundtypus zurückführen lassen, der darin besteht, dass an jedem Stamen zwei vordere und zwei hintere Antherenfächer angelegt werden: diese vier Antherenfächer können sich durch Quertheilung vermehren, sie können sich aber auch durch spätere Verwachsung je eines vorderen und hinteren Faches auf zwei reduciren. Die Antherenwände bekommen nun noch unter ihrer

Epidermis eine Schicht mit Spiral- oder Netzfasern verdickter Zellen oder deren mehrere, während die Innenzellen der angelegten Fächer ausser einer Innenwand für dieselben grössere, plasmareiche Zellen ausgebildet haben, die Urmutterzellen der Pollenkörner; dieselben theilen sich wiederum mehrfach und liefern so die Pollenmutterzellen, in denen sich durch zweimal wiederholte Zweitheilung, welche aber einer simultanen Viertheilung sehr ähnlich ist, die Pollenkörner selbst bilden. Die Entstehung derselben in Bezug auf ihre Eigenschaften als Zellen ist von STRASBURGER [Ueber Zellbildung und Zelltheilung, Jena 1876, pag. 137 ff., Taf. VI, Fig. 52 ff. u. a. a. O.] sehr genau geschildert; für uns ist zunächst nur noch von Wichtigkeit, dass die Pollenkörner entweder durch zwei senkrecht sich durchschneidende Flächen sich in den Inhalt ihrer Mutterzelle theilen und dadurch bilaterale Formen erhalten, oder dass sie an die vier Ecken eines in die Mutterzelle hineinconstruirten Tetraëders mit ihren Mittelpunkten zu liegen kommen und dadurch selbst tetraëdrisch werden; ihre Membranen werden bei der späteren Ausbildung doppelt, und die innere, zartere führt den Namen Intine, die äussere dagegen Exine, und letztere besitzt an durch die Form des Pollenkorns bestimmten Stellen Perforationen oder Verdünnungen, durch welche ein Hervorwachsen der Intine in Gestalt eines Schlauches möglich ist (s. Fig. 17). Inzwischen sind die Wandungen der Pollenmutterzellen durch Resorption verloren gegangen, ebenso geht auch häufig die bisherige Innenwandung jedes Faches verloren, und die Pollenkörner können nun als freilebende einzellige Gebilde, mit Reservestoffen versehen, zur Befruchtung aus der Anthere austreten. Zu diesem Zweck platzen die beiden Thecen der letzteren unter Mitwirkung der spiralig verdickten Zellen auf verschiedene Weise (vergl. unten Fig. 33), meistens in je einer longitudinalen Spalte, indem die beiden Fächer jeder Thece einen gemeinschaftlichen Oeffnungsspalt ausbilden, und die kleinen (meistens $\frac{1}{50}$ bis $\frac{1}{100}$ Millim. grossen) Pollenkörner treten aus. Dieselben gelangen auf irgend eine Weise, in der Regel durch Ueberführung durch die Luft oder durch Uebertragung unter Vermittelung von Insekten (s. pag. 1—112) auf ein zur Empfängniss geeignetes Stigma des zugehörigen weiblichen Sexualorgans, und hier tritt die Schlauchbildung ein.

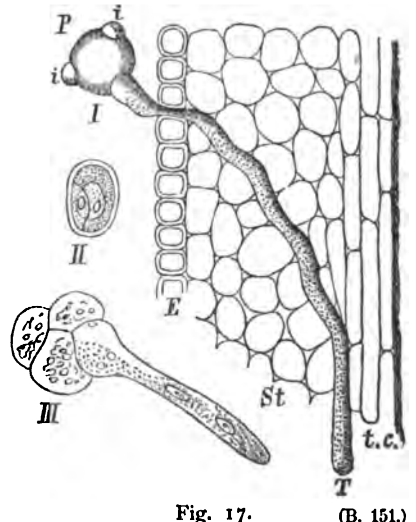
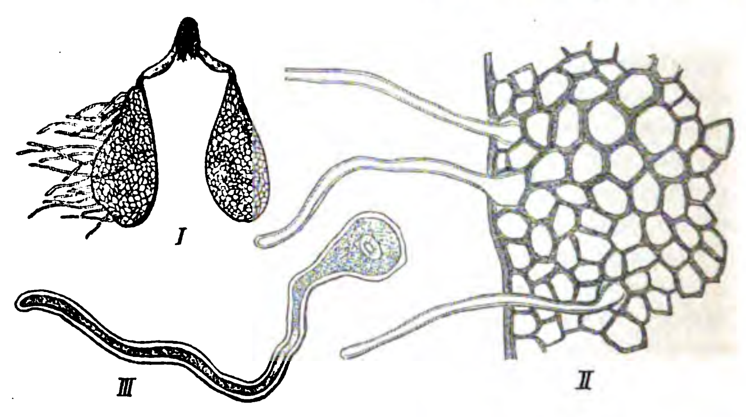


Fig. 17. (B. 151.)

I. Das Schlauchtreiben eines Pollenkornes P auf dem Stigma von *Oenothera* (nach HARTIG, Pflanzenbefruchtung, 1842); ii Hervortreten der Intine durch die Exine an den vom Stigma abgewendeten Poren; T der Pollenschlauch, der die Epidermis E durchbrochen hat und nun schräg abwärts gegen das leitende Zellgewebe (t. c.) des Stigma (St) hin wächst. — II. Pollenkorn von *Narcissus poëticus*, vor dem Schlauchtreiben, mit der rudimentären Zellbildung im Innern. — III. Eine Pollentetrade von *Orchis fusca*, von welcher ein Korn soeben den Schlauch austreibt; in diesem zwei Zellkerne. II und III nach STRASBURGER, l. c. Taf. I und II.

Dieselbe war vordem so aufgefasst, dass die Pollenkörner als völlig einzellige Gebilde ihre Intine an einem der Poren in der Exine schlauchartig ausstülpten, und dass dieser Schlauch in voller Continuität und dauernd einzellig ein verhältnissmässig sehr grosses Längswachsthum erhielte, wie es Fig. 17, I zeigt.

In dieser erscheint der Schlauch zwar oben scharf umschnitten, aber nur weil das Korn nicht im optischen Schnitt, sondern von aussen betrachtet dargestellt ist, und weil in diesem Falle die Exine mit den Rändern ihrer Poren scharf umschnittene Figuren bildet. Diese Auffassung ist in neuester Zeit erst durch STRASBURGER [Ueber Befruchtung und Zelltheilung, Jena 1878] verbessert, welcher nachwies, dass bei den meisten Monocotyledonen und einer grossen Zahl von Dicotyledonen die Einzelligkeit der Pollenkörner nicht völlig innegehalten sei. Wie Fig. 17, II zeigt, hat das Pollenkorn neben seinem Hauptzellkern einen anderen Kern als Constituenten einer anderen, kleineren Zelle im Hohlraum der grösseren eingeschlossen; und beim Austreiben des Schlauches (Fig. 17, III) treten daher in die Spitze desselben zwei Zellkerne aus, und die Länge des Schlauches wird auch häufig durch quergestellte Cellulosepfropfen gegliedert. Für die Physiologie des Befruchtungsherganges ist diese Entdeckung gleichgültig, und nur die Morphologie und comparative Systematik hat später Resultate daraus abzuleiten; die kleine eingeschlossene und rudimentäre Zelle spielt weiter keine Rolle und immer hat die Hauptzelle einen relativ sehr langen Schlauch zu ent-



(B. 152.) Fig. 18.

Pollinarien von *Asclepias Cornuti;* I. Die beiden Pollinarien eines Samens, oben durch eine schildförmige Drüse zusammengehalten, eins im Schlauchtreiben begriffen (15fach vergr.); II. Stück eines schlauchtreibenden Pollinariums von der Oberfläche gesehen, 3 Schläuche treten aus (150fach vergr.); III. ein einzelnes Korn, welches sich aus dem Zusammenhange der übrigen losgelöst hat und einen Schlauch treibt (250fach vergr.).

wickeln, der nach Aufzehrung seiner Reservestoffe vom Stigma und Stylus ernährt werden muss. Wie bedeutend die Schlauchlänge im Vergleich zum Durchmesser des Pollenkorns zuweilen ausfallen muss, zeigt ein Blick auf die enorme Griffellänge von *Hymenocallis*, Fig. 16.*) — Die jugendlichen Pollenkörner hängen meistens zu Tetraden zusammen, da sie als solche in ihren Mutterzellen entstanden, und verlieren auch oft zur Zeit der Befruchtung diesen ihren Zusammenhang noch nicht. Bei einigen Pflanzenfamilien aber bleiben nicht nur diese Tetraden gesetzmässig vereinigt *(Orchideae,* einige Tribus), sondern die Pollenkörner bilden sogar noch grössere, fest geschlossene Haufen (Massulae), oder die Gesammtmenge

*) Eine dahin bezügliche Messung an *Crinum Carreyanum* ergab als Durchmesser des auf dem Stigma gequollenen Pollenkorns 0,075 Millim., als Länge des Stylus dagegen 255 Millim.; der Pollenschlauch muss daher in diesem Falle zur Befruchtung um die 3400-malige Länge des Pollenkorn-Durchmessers auswachsen.

der Pollenkörner bildet ein grosses, durch Auflösung der Pollenmutterzellmembranen zu wachs- oder viscinartiger Substanz fest an einander gefügtes Pollinarium in jeder Theca oder in jedem Loculus der Anthere. Eine solche Bildung zeigt Fig. 18 von einer Asclepiadee, welche Familie als Muster dafür gelten kann neben einer stattlichen Zahl von Orchideen, einigen Mimoseen *(Acacia)* etc. Es ist dies für die Befruchtungsvorgänge kein Unterschied, nur dass die Uebertragung der Pollinarien mehr als die der Pollenkörner die Mitwirkung der Insekten erheischt; dafür ist dann aber auch die Zahl der gebildeten Pollenschläuche eine sehr grosse, und dieselben können dann die Befruchtung der in der Regel sehr zahlreich im Gynäceum ausgebildeten Samenknospen vollziehen.

b) Ausbildung der weiblichen Organe. — Wir wenden uns nun zur Betrachtung des Gynaeceums, um die Bildung des empfängnissfähigen Eies zu verfolgen; ich bemerke, dass die specielle Schilderung des mannigfachen Baues der dabei mitwirkenden Apparate auf den vierten Abschnitt verschoben bleibt.

Bei allen Angiospermen besteht das Gynäceum aus einer wechselnden Zahl von zur Embryobildung metamorphosirten Phyllomen, den Ovarien, welche stets einen nach aussen abgeschlossenen und hohlen Bauchtheil, das Germen ausbilden. Ist die Zahl der Ovarien 1, so entsteht die Höhlung durch das Aneinanderwachsen der beiden tutenförmig zusammengebogenen Ränder des einen Ovariums. Ist die Zahl der Ovarien mehr als eins, so kann jedes Ovarium für sich seine eigene Höhlung ausbilden, und die Blüthe hat alsdann so viel Germina als Ovarien; oder aber die Zahl der Ovarien bildet durch Verwachsung aller ein einziges Germen, welches man als zusammengesetztes von den vorigen getrennten unterscheiden kann. Es ist wichtig, gleich hier zu erfahren, dass die Verwachsung entweder alle Ovarien gleichförmig zu einem gemeinsamen Germen heranzieht, oder dass dieselben überhaupt gänzlich getrennt bleiben; Zwischenfälle giebt es nicht und es können daher beispielsweise nicht in einem aus 6 Ovarien gebildeten Gynaeceum je zwei verwachsen und drei Germina bilden oder je drei zwei Germina, sondern alle 6 entweder 6 oder ein einziges.

Im Germen sind die zur Fortpflanzung zunächst bestimmten weiblichen Organe eingeschlossen, welche ich stets als Samenknospen bezeichnen werde. Der früher allgemein herrschende Ausdruck dafür war Eichen (Ovula); wenn ich abweichend von meinem sonstigen Gebrauch einen weniger gebräuchlichen Ausdruck der Terminologie hier vorschlage, so geschieht es nur, um einer Verwechslung vorzubeugen; denn in diesen sogen. »Eichen« ist erst die zur Fortpflanzung bestimmte Zelle eingeschlossen, und die heutige Befruchtungslehre bezeichnet diese allgemein als Eizelle, schlechthin als das Ei (Ovum) der Phanerogamen, und somit dürfte es misslich sein, das Diminutiv für den umschliessenden Apparat der Eizelle zu gebrauchen. Die internationale Terminologie muss alsdann Gemmula an Stelle des Ausdrucks Ovulum gebrauchen, ohne dass damit weitere morphologische Beziehungen und Vergleiche mit blattbürtigen Sprossen ausgedrückt werden sollen, wie es bei der Einführung dieses Ausdruckes und bei dessen späterer Verwendung häufig geschah.

Die Samenknospen sitzen nicht etwa regellos auf der Innenseite der Ovarien zerstreut; sie haben ihre Stelle an bestimmten Plätzen, an von Fibrovasalsträngen stets begleiteten Gewebewülsten meist strangartiger Natur. Diese führen den Namen Placenten und sie gehen in bei weitem den meisten Fällen aus der Verwachsung der Ovarienränder hervor, so dass sie sowol beim einfachen als beim zusammengesetzten Germen die Nähte oder Suturen der Ovarien ein-

nehmen und den letzteren an Zahl gleichkommen; seltener erheben sie sich, dann aber stets als einheitlicher, wenn auch durch Verwachsung aus mehreren einheitlich gewordener, centraler Gewebekörper, scheinbar ohne Zusammenhang mit den Ovarien. Die Zahl der Samenknospen an den Placenten ist eine vielfach wechselnde, von $1-\infty$; diese Verhältnisse, sowie die weiter unten zu besprechende Formverschiedenheit hat keinen Einfluss auf den Befruchtungsakt selbst, dessen wesentliche Gleichartigkeit sehr mit den mannigfach wechselnden äusseren Formen der Befruchtungsapparate contrastirt.

Ueber die Entstehung der Samenknospen an den Placenten liegt eine reichhaltige Literatur vor, besonders aber hat WARMING in neuester Zeit durch verschiedene Publicationen dazu beigetragen, deren neueste [Annales d. Sciences nat., 6. série, Botan. tom. V: De l'Ovule] zugleich als Literaturangabe für die übrigen Abhandlungen dieses Gebietes dienen mag. Als Bildungsstätte der Samenknospen dienen stets die subepidermidalen Schichten des Periblems, zuweilen die erste, häufiger die zweite und dritte, aus deren Theilungen, unter Zuziehung der Epidermis selbst, sie sich als kleine Höcker hervorwölben; niemals aber (nach WARMING, entgegen den früheren auch von SACHS [l. c. pag. 559] angenommenen Angaben HOFMEISTER's) entstehen sie aus den Theilungen der Epidermis selbst im Werthe von Trichomen, können also, da sie exogen angelegt sind und alsbald Fibrovasalstränge in ihren Basaltheil hineinziehen, zunächst als Epiblasteme betrachtet werden.

Eine Ausnahme hiervon machen diejenigen Samenknospen, welche terminal auf dem Torus inserirt sind, keine besondere Placenta als Bildungspunkt besitzen, sondern für die der Torus selbst an deren Stelle tritt; hier endigt der Vegetationspunkt der Blüthenachse in der Samenknospe selbst, und letztere macht dem entsprechend auch den Eindruck eines Cauloms. Aber WARMING hebt hervor, dass (z. B. bei *Rheum*) auch in diesem Falle die Samenknospe als Neubildung auftrete und sich ableite aus den Theilungen der unmittelbar unter der Epidermis gelegenen Zellen.

Für uns ist dies zunächst gleichgültig; jedenfalls wächst der auf die angedeutete Weise entstandene Höcker weiter unter reger Zelltheilung zu einem Körper von kugeliger oder eiförmiger Gestalt, macht oft Krümmungen dabei durch, welche sein genetisch oberes Ende nahe seiner Ursprungsstelle bringen (wie z. B. in Fig. 19 III), und umkleidet seine innere Gewebsmasse mit einer einzigen oder einer doppelten Epidermidalschicht (I in Fig. 19 III), die den Namen Integument führt. Die Innenmasse der Zellen, welche die Integumente so hervorspriessen lässt (durch Theilungen in der Epidermis der Samenknospe eingeleitet), dass das innere und genetisch obere Integument vor dem äusseren resp. unterhalb entspringenden sich ausbildet, wird Nucleus genannt (N in Fig. 19 III), und dieser setzt sich aus einer oder meistens aus mehreren fest geordneten Zellreihen zusammen, welche regelmässige Zelltheilungen eingehen, hauptsächlich durch Tangentialwände. Eine einzige dieser inneren Tochterzellen, meist nahe der genetischen Spitze (bei umgewendeten Samenknospen also nahe der Anheftungsstelle) gelegen wird zur Urmutterzelle des Embryosack's, um den sich als Behälter der empfängnissfähigen Eizelle die weitere Behandlung hauptsächlich dreht. Aus den Theilungen dieser Urmutterzelle geht der Embryosack selbst hervor, meistens ohne von den übrigen Zellen Concurrenz zu erleiden; zuweilen jedoch, wie z. B. nach A. FISCHER [Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XIV, pag. 116, 1879 bei *Helianthemum*, werden zwei oder drei Mutterzellen neben einander angelegt.

welche sich, vor den übrigen durch Grösse prävalirend, gleichmässig entwickeln können, bis endlich eine einzige unter Verdrängung der übrigen allein übrig bleibt; diese schneidet gewöhnlich nach oben hin noch eine oder zwei Zellen ab, die nicht zur Entwickelung bestimmt sind, alsbald schrumpfen oder zu schleimiger Masse resorbirt werden; der abgeschnittene, grössere untere Theil ist der eigentliche Embryosack (Sacculus embryonalis), der seine Grösse im Nucleus der

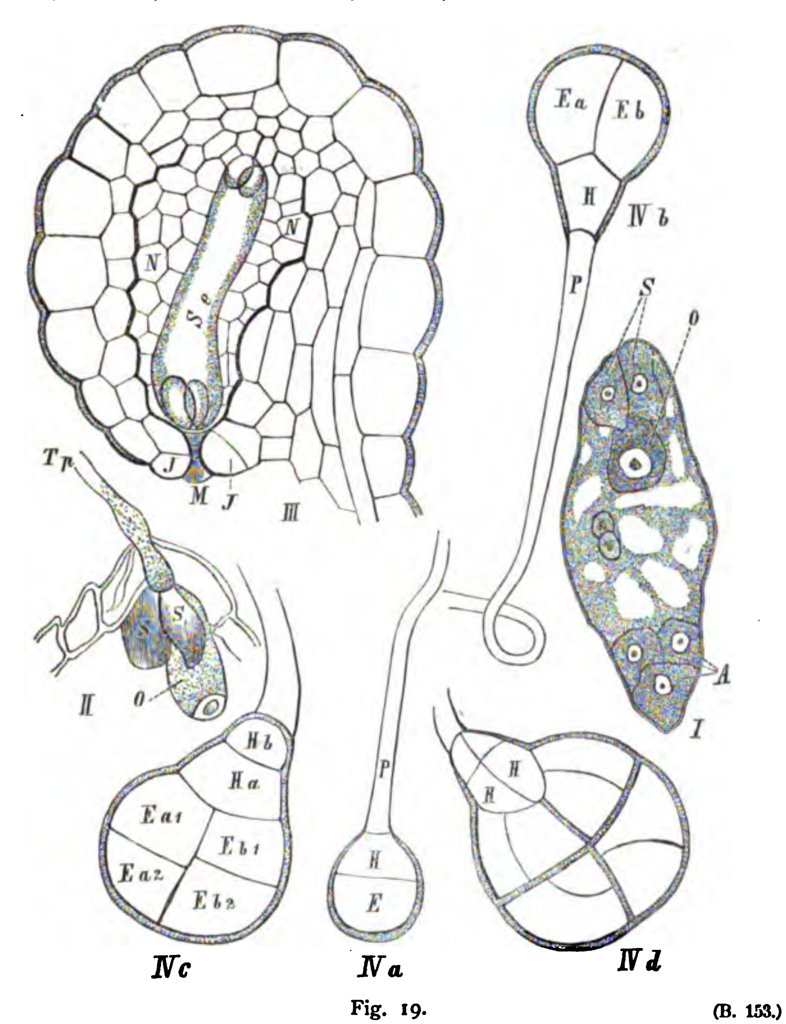


Fig. 19. (B. 153.)

Fig. 19. I. Embryosack aus der Samenknospe von *Triglochin palustre*, 750fach vergr., vor der Befruchtung; S die Synergiden am Mikropylenende des Embryosackes, O die Eizelle daselbst, A die 3 Antipoden am anderen Ende, zwei Zellkerne in der Mitte; die Umgrenzungslinien der Primordialzellen sind nicht mit Cellulosemembranen zu verwechseln. — II. Befruchtung von *Funkia ovata*, nur der Mikropylentheil des Embryosackes ist gezeichnet; T. p. der Pollenschlauch (befruchtende Spitze), S und O wie vorhin. — III. Optischer Längsschnitt durch die Samenknospe von *Orobanche Hederae;* N Zellen des Nucleus, S. e. der Embryosack, M. die zwischen dem Integument I freibleibende Mikropyle; Integument und Nucleus sind durch eine stärkere Linie getrennt. — IV. Entwicklung des Eies zum Embryo von *Orobanche Hederae*, a—d aufeinanderfolgende Entwicklungsstufen bei 250facher Vergr.; P der Proembryo, H die Hypophyse, E erste Embryonalzelle, deren Theilungen wiederum mit a, b, resp. 1, 2 bezeichnet sind. — I nach FISCHER, II nach STRASBURGER, III und IV nach KOCH.

Resorption einer grossen Menge von dessen sonstigen Zellen verdankt und schon vor der Befruchtung fast alle übrigen Nucleuszellen verdrängt haben kann.

Fig. 19 III zeigt eine solche fertige Samenknospe mit grossem, hier zufälliger Weise langestreckten Embryosack; ich benutze dieselbe als einfaches Beispiel für den vorliegenden Fall, weil in der dazu benutzten Originalabhandlung von KOCH [PRINGSHEIM's Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XI, Tafel VIII—X] eine sehr anschauliche Embryonalentwicklung vorliegt (Fig. 19 IV a—d). Das Integument ist in diesem Falle ein einfaches; die kleine Samenknospe zeigt in ihrem Innern keinen Fibrovasalstrang; es mag aus späteren Erörterungen vorgegriffen werden, dass sie ihrer Form nach zu den anatropen gehört, bei denen die Nucleusspitze wieder nach unten gekehrt ist, wenn die ursprüngliche Richtung nach aufwärts gedacht wird. — Man sieht das eine Integument nicht den ganzen Nucleus überspannen, sondern dessen Spitze freilassen: dies ist die Mikropyle, die Stelle, durch welche der im leitenden Zellgewebe des Stylus und weiter an den Placenten bis zur Samenknospe vorgedrungene befruchtende Pollenschlauch zum Embryosack gelangen kann und von wo aus er das Zellgewebe des Nucleus bis zum Embryosack selbst vollends durchwächst, falls der letztere nicht frei in die Wölbung der Mikropyle hineinragt; letzteres ist zur Zeit der Empfängnissfähigkeit häufig der Fall. Noch sei erwähnt, dsss bei wenigen Samenknospen das Integument völlig fehlen kann; solche nennt man Gemmulae nudae (Familie der Santalaceen).

Wir wollen mit STRASBURGER [Befruchtung und Zelltheilung, 1878] das der Mikropyle zugewendete Ende des Embryosackes als das untere, das entgegengesetzte als das obere bezeichnen, und zwar darum, weil sich die Achse des Embryo in der Richtung von der Mikropyle aufwärts entwickelt. Im Embryosack kommen zur Zeit der Befruchtung fast überall mehrere Primordialzellen zum Vorschein; nach der bisher allgemein geltenden Auffassung (s. z. B. SACHS, l. c. pag. 559 und in den Arbeiten von HOFMEISTER und SCHACHT) besitzt der Embryosack ausser seinem Zellkern zwei bis drei durch freie Zellbildung entstandene Keimbläschen im unteren, und ebensoviele Antipoden im oberen Ende, gleichfalls durch freie Zellbildung entstanden; es sollte durch die Befruchtung eins der Keimbläschen znr Entwicklung gelangen, und die übrigen ebenso wie die Antipoden und der Zellkern verschwinden, während neu eintretende freie Zellbildung im Embryosack das Nahrungsgewebe des Embryos als Endosperm schafft.

Die neuesten Untersuchungen von STRASBURGER und seiner Schule, z. B. A. FISCHER [l. c.], haben auf die Befruchtung ein neues Licht geworfen, und die Vorgänge im Embryosack werden nach diesen folgender Maassen als vorherrschend bei allen Phanerogamen geschildert: Der Zellkern des Embryosackes theilt sich in eine untere nnd obere Primordialzelle, jede derselben durch eine sich mit der ersten kreuzende Theilungsebene wiederum, und jede der letzteren Tochterzellen noch einmal; es sind daher 8 Primordialzellen entstanden, 4 im unteren und 4 im oberen Ende; von diesen bleiben je 3 an der Stelle, wo sie gebildet wurden, je eine aber wandert von jedem Ende gegen die Mitte hin, und hier entsteht ein neuer Embryosackzellkern durch Verschmelzung aus zweien; Figur 19 I zeigt beide Kerne im Begriff, miteinander zu verschmelzen; die drei Primordialzellen im oberen Ende werden zu Antipoden (A, Fig. 19 I), von den drei unteren wird die Schwesterzelle des zur unteren Hälfte gehörigen Zellkerns zur empfängnissfähigen Eizelle, zum Ovum, während die beiden aus einem früheren Theilprodukt entstandenen am Mikropylenende selbst gelegenen

Primordialzellen zu Hülfszellen bei der Befruchtung dienen und daher von STRASBURGER Gehülfinnen oder Synergiden (S. in Figur 19 I) genannt werden. — Das wesentlich Neue dieser Untersuchungen liegt darin, dass die sogen. 3 Keimbläschen als nicht gleichwerthig auftreten, und das alles auf wiederholte Zelltheilung zurückgeführt wird; es bleibt aber noch zu ermitteln, in wie weit dieser so regelmässig sich abspielende Prozess eine völlige Gleichheit im Reich der Mono- und Dicotyledonen besitzt; zur Untersuchung eignen sich vorzüglich erstere, und von diesen wiederum besonders die Orchideen.

Abweichend von dieser Regel hat STRASBURGER nur wenige Pflanzen bisher gefunden, unter diesen besonders die einander ähnlichen Entwicklungsvorgänge von *Sinningia* und *Santalum*. Bei letzterer Gattung kommt noch hinzu, dass die Samenknospen nackt sind, d. h. kein Integument besitzen; der Bau derselben ist schon von GRIFFITH in den Londoner »Transactions« 1838—1844 geschildert, ferner von HENFREY ebendort 1856 *(Santalum album)*. Im Embryosack liegen hier unten (am Mikropylenende) 4 Zellen, 2 Synergiden und 2 Eizellen, und die Grenzen zwischen jeder Synergide und Eizelle sind nur wenig markirt. Bei *Sinningia* wurde dagegen häufig ein Abortiren der Synergiden beobachtet, was ein Aussehen wie bei *Santalum* veranlasst, in dessen Embryosackwölbung man auch nur zwei Primordialzellen (Keimbläschen) annahm. —

c) Der Befruchtungsvorgang. — Ist zu dem so vorgebildeten Embryosack durch die Mikropyle hindurch ein befruchtender Pollenschlauch vorgedrungen, und hat dessen zarte Membran sich äusserlich der Membran des Embryosackes angelegt, so geht die Befruchtung in folgender Weise vor sich (vergl. STRASBURGER, Befruchtung und Zelltheilung, pag. 52, ff.): Sobald als der Pollenschlauch auf die Basis der Synergiden stösst, wird die Action bemerkbar, da er sofort an denselben haftet und sich eher zerreissen als von denselben lostrennen lässt; sein Inhalt ist stark lichtbrechend. Alsbald zeigt sich das Protoplasma einer der Synergiden getrübt, ihr Zellkern schwindet, sie contrahirt sich und erscheint bis auf ihr abgewendetes Ende aus gleichmässig feinkörniger Substanz; entweder erleidet die zweite Synergide dieselbe Veränderung oder sie widersteht länger oder wirkt überhaupt beim Befruchtungsakte nicht mit. Die Pollenschlauchspitze ist inzwischen an der Basis der Synergiden geblieben oder sie hat zwischen dieselben einen kürzeren oder längeren Fortsatz getrieben (s. Fig. 19 II); sein Inhalt stimmt alsdann im Aussehen mit dem veränderten der einen oder beider Synergiden überein, und letztere erhalten nun auch unregelmässige Contouren, lassen Stückchen sich von ihnen loslösen und grenzen an die Eizelle gleich einer formlosen, zähflüssigen Masse. Von dieser nimmt die Eizelle etwas auf, wird im Plasma körnerreicher, so dass ihr Kern durch die Körner verdeckt wird, und lässt schon jetzt eine zarte Cellulosemembran um sich nachweisen. Später werden die Synergiden resorbirt, wenigstens diejenigen, welche bei der Befruchtung selbstthätig mitwirkten, und der Inhalt des Pollenschlauches entleert sich allmählich. — Es war bisher in der Befruchtungslehre der Phanerogamen allgemein angenommen, dass der Pollenschlauch seinen Inhalt durch Diosmose an das Ei gelangen lasse, nicht aber direkt durch Passiren seiner eigenen Cellulosemembran und der des Embryosacks sein befruchtendes Fluidum in das Ei ergösse; auch dieser Angabe widerstreitet STRASBURGER [l. c. pag. 58], obgleich es schwer ist, durch direkte Beobachtung hier die Entscheidung zu treffen; er nimmt an, dass das Plasma des Pollenschlauches nach Lösung seiner geformten Bestandtheile als eine homogene zähflüssige Masse die zarten und jedenfalls gequollenen Membranen durchsetzt, getrieben von derselben Kraft, welche auch im auswachsenden Schlauche dessen Protoplasma an der Spitze concentrirte.

Als vorzüglichstes Object zum Studium des Befruchtungsvorganges benutzte STRASBURGER

die unserer *Gratiola* verwandte *Torenia asiatica*, auch *Gloxinia* etc. Die günstigste Zeit zur Beobachtung war 36 Stunden nach vorgenommener Bestäubung; als Zusatzflüssigkeit auf dem Objectglase diente Zuckersolution von 3% Gehalt. Später, etwa 60 Stunden nach erfolgter Bestäubung findet man die Synergiden schon theilweise resorbirt. — Uebrigens sind schon jetzt zahlreiche Modificationen des Befruchtungsvorganges an anderen Pflanzen bekannt geworden, die meistens in den wesentlichen Stücken mit dem als regulär geschilderten übereinstimmen.

d) Polyembryonie und Parthenogenesis — Es sind noch zwei ausnahmsweise bei einigen Phanerogamen im Endresultat beobachtete Erscheinungen gleich hier zu besprechen, wo wir die weitere Ausbildung der Eizelle zum Embryo noch nicht verfolgt haben. Zunächst hat man in seltenen Fällen eine grössere Zahl von entwickelten Embryonen in den gereiften Samen gefunden, deren jeder nur einen einzigen zu enthalten hat, da nur eine Eizelle zur Befruchtung vorliegt; man nennt den Ausnahmefall Polyembryonie. Zu erwarten wäre dieselbe da, wo wie z. B. bei *Santalum*, in dem Embryosack zwei Eizellen aufgefunden waren; allein trotzdem sind dort die Samen monoëmbryonisch, weil nur eine der beiden Eizellen wirklich zur Entwicklung gelangt, und wir sehen also hier einen Abortus eintreten, wie er viel regelmässiger z. B. in den Archegonien eines einzelnen Farrnprothalliums und auch in dem Gebiet der alsbald zu besprechenden Gymnospermen auftritt. Die von Strasburger geprüften, ihrer Polyembryonie wegen bekannten Pflanzen, wie namentlich *Funkia ovata* u. a., zeigten immer nur ein einzelnes Ei im Embryosack (s. Fig. 19 II), welches regulär befruchtet wurde. Erst nach vollzogener Befruchtung beginnen aber nun einige der Eizelle nah gelegene Zellen des Nucleus einen lebhaften Theilungsprozess zu zeigen und sich unter Verdrängung der Wandung des Embryosacks in dessen Höhle als mehrzellige Höcker hineinzuwölben, wobei das befruchtete Ei aus seiner früheren Lage verschoben wird; jene Höcker entwickeln sich zu den in Mehrzahl vorhandenen Embryonen, die wir im Gegensatz zu dem sexuell erzeugten als Adventivembryonen zu betrachten haben. Es ist diese Bildung eigentlich im Wesen nichts anderes als die, sonst sehr verschieden eingeleitete, Bildung der Adventivsprosse auf den Blättern von *Bryophyllum* und *Peperomia* (s. oben pag. 594), nur mit der Modification, dass die Ovarien in der Höhlung des Embryosacks zur Ruhe bestimmte Keimlinge, die Laubblätter aber sogleich weiter auswachsende Sprosse erzeugen.

Auf gleiche Weise erklärt sich nach Strasburger auch der noch seltener im Phanerogamenreich aufgefundene Ausnahmefall parthenogenetischer Embryoentwicklung. Dieselbe war zugleich mit Polyembryonie am sichersten bei der diöcisch blühenden Euphorbiacee *Caelebogyne ilicifolia* beobachtet. Dass hier in Wahrheit ohne Zuthun der Pollenkörner, überhaupt bei völliger Abwesenheit der männlichen Blüthen im Embryosack keimfähige Embryonen erzeugt werden können, war noch in neuester Zeit durch sehr sorgfältig angestellte Versuche von Hanstein und Braun festgestellt [Bot. Abhandl. aus d. Gebiet d. Morph. u. Phys. von Hanstein, Bd. III, Heft 3, Bonn 1877]; aber trotzdem ist an eine wahre Parthenogenesis deshalb nicht zu denken, weil auch hier Strasburger [l. c. pag. 67] im Embryosack die adventive Höckerbildung nachweisen konnte, welche genau so den einen oder die mehreren Embryonen erzeugt, wie es vorhin in dem sonst normal befruchteten Embryosack von Funkia geschildert wurde. Es werden daher bei *Caelebogyne* zwar die vorhandenen Embryonen ohne Befruchtung gebildet, aber sie gehen nicht aus einer oder mehreren Eizellen hervor, und deshalb ist der Ausdruck Parthenogenesis für sie zu verwerfen. Es ist darnach auch wahr-

scheinlich, dass die anderen dafür angeführten Beispiele sich auf dieselbe Weise erklären; die genaue Entscheidung darüber bleibt der Zukunft vorbehalten.

e) Entwicklung des Eies zum Embryo; Bildung von Peri- und Endosperm. — Um die Fortentwicklung der befruchtenden Eizelle zum Embryo zu verfolgen, betrachte man die aufeinander folgenden Stadien in Figur 19 IV a—d. Zuerst bekommt das Ei eine Cellulosemembran, schwillt an und streckt sich, und bekommt alsbald die erste Querscheidewand senkrecht auf die Längsachse des Embryosacks. Die Zelltheilungen gehen zunächst längere oder kürzere Zeit hindurch so vor sich, dass dadurch ein Zellfaden entsteht, bis dann durch eine erfolgte Längstheilung in den apicalen Zellen der zur Spitze des Embryosacks hinwachsenden Keimanlage die Embryokugel selbst entsteht. So lange die Theilungen nur in einer Reihe geschehen, bezeichnet man deren Produkt als Vorkeim (Proëmbryo), von der Anlage eines kugeligen, später sich mehr oder weniger differenzirenden Zellkörpers an spricht man erst vom Embryo oder Keimling; der letztere wendet sich stets von der früheren Mikropyle ab und der Spitze des inzwischen mächtig anwachsenden Embryosackes zu. In Fig. 19 IVa und b ist der Unterschied zwischen beiden besonders deutlich dadurch, dass der Proëmbryo (P) überhaupt nur aus einer einzigen fadenförmig gestreckten Zelle besteht, während die Spitzenzelle kugelig anschwillt und durch eine Querwand sich halbirt; von den beiden Tochterzellen wird die obere (E) durch die alsbald gebildete Längswand (Fig. IV b) in die beiden ersten Embryonalzellen (Ea und Eb) halbirt, während die untere (H) nicht zur Bildung des Embryo selbst verwendet wird, sondern eine Hyphophyse als Bindeglied zwischen Proëmbryo und Embryo liefert; auch die Hypophyse theilt sich, wie Fig. IV c und d zeigt, noch weiter und wölbt sich in die Embryonalkugel hinein, deren Theilungen nach allen Richtungen des Raumes vor sich gehen und ein sehr dichtes, stark mit Protoplasma und Reservestoffen erfülltes Zellgewebe liefern. — Es ist zu bemerken, dass die Figur 19 IV nur ein Beispiel bietet für eine Bildung, in der eine ungeheure Variabilität statt findet; es wurde gerade dieses Beispiel, obgleich es nicht für eine grosse Zahl von Phanerogamen in Bezug auf die specielleren Eigenthümlichkeiten gelten kann (wie z. B. betreffs des schlauchförmigen Proëmbryos) gewählt, weil die Zelltheilungen sich leicht übersehen lassen.

Während der ersten Theilungen der befruchteten Eizelle bleibt der Kern des Embryosacks meist noch erhalten, geht sogar Theilungen ein, wird aber dann bald für gewöhnliche Beobachtung unsichtbar und schwindet endlich völlig; schon früher, als dies eintritt, haben sich die Antipoden an der Spitze des Embryosackes verflüssigt; bei vielen Arten schwindet der Zellkern im Embryosack selbst sehr frühzeitig, schon während der ersten Streckung der befruchteten Eizelle; bei vielen endlich geht er Theilungen ein. In allen Fällen wächst der Embryosack selbst stark und pflegt die oft bis zu der Befruchtung noch sehr zahlreich vorhandenen Nucleuszellen zu verdrängen, so dass in der Regel im reifenden und ausgereiften Samen (vergl. Fig. 20) von letzteren nichts mehr übrig ist und der vergrösserte Embryosack an die früheren Integumente anstösst; nur in wenigen Familien bleiben die Nucleuszellen in grösserer Menge erhalten und füllen sich mit Reservestoffen, um bei der Keimung des Samens verwendet zu werden: dieses Nahrungsreservoir, in den Samenhäuten eingeschlossen und selbst wiederum den Embryosack mit Embryo etc. einschliessend wird als Perisperm bezeichnet.

Zuerst wächst die befruchtete Eizelle in die mit Flüssigkeit erfüllte Höhlung

des Embryosacks hinein, aber einige Tage nach der Befruchtung entsteht im Embryosack rings um die Embryonalkugel herum, oft in der Mitte oder an der Spitze beginnend, oft von der Wandung her gegen das Centrum allseitig vor schreitend, ein neues Gewebe, das Endosperm. Es bildet ein Nahrungsgewebe wie das Perisperm, besteht gleich diesem aus gedrängtem Parenchym, unterscheidet sich aber von letzterem durch den Ort und die Zeit der Bildung. Es entsteht bei einer geringeren Anzahl von Phanerogamen durch direkte Theilung des Embryosack-Zellkerns, welcher sich gewöhnlich zuerst durch eine Querwand, durch eine zweite und dritte in Etagen theilt und nach wiederholten Quertheilungen auch Längswände bildet, so dass alsbald der Embryosack mit dichtem und inhaltsreichen Gewebe erfüllt ist; diese Endospermbildung tritt am regelmässigsten bei parasitischen Phanerogamen auf, z. B. bei *Monotropa* und der als Beispiel gewählten *Orobanche*. Bei der Mehrzahl dagegen verschwindet, wie oben bemerkt wurde, der Zellkern früher oder später, und es treten dagegen gleichzeitig mehrere Kerne in freier Zellbildung auf, zunächst in geringerer Zahl, dann aber durch Einschaltung neuer zwischen den schon vorhandenen rasch zunehmend. Diese Kerne sind sofort von einer nach aussen mit Hautschicht umgrenzten Protoplasmamasse umgeben, bekommen bald Membranen, stossen als feste Zellen aufeinander, und so ist auch hier der Embryosack bald mit festem Gewebe erfüllt. Es scheint merkwürdig, dass die freie Zellbildung, die man früher als Bildnerin der zu befruchtenden Eizellen (Keimbläschen) für alle Phanerogamen als im Embryosack stets thätig annahm, jetzt nur noch für einen Theil der Phanerogamen bei der Endospermbildung gültig ist; ohne hier weiter auf Untersuchungen einzugehen, die in das Gebiet der Zellenlehre allein gehören, soll nur darauf hingewiesen werden, dass eine veränderte Anschauung und allgemeinere Erkenntniss der Zelltheilungsgesetze (welche durch Strasburger und Hanstein jetzt so ausserordentlich gefördert sind) uns vielleicht dahin bringen wird, die freie Zellbildung auch für die Endospermbildung der Phanerogamen völlig zu verwerfen und auf, der direkten Beobachtung entzogene, Zellkerntheilungssprosse zurückzuführen. Schon das ist auffällig, dass die freien Zellkerne erst nach dem Verschwinden, resp. Auflösen des bisher vorhandenen Embryosack-Zellkerns entstehen, während der letztere sich bei den übrigen Phanerogamen in regelrechter Weise fortgesetzt theilt.

Das Endosperm, es mag nun auf diese oder jene Weise im Embryosack entstanden sein, setzt alsbald dem fortwachsenden Embryo Hindernisse entgegen und wird von demselben durchwachsen; schon an jugendlichen Embryonen (*Monotropa*) ist deutlich zu sehen, wie die Endospermzellen durch erstere gelöst und resorbirt werden; je mehr der Embryo sich vergrössert, desto mehr schwindet das Endosperm, und in vielen Fällen wird es schon vor der völligen Samenreife bis auf den letzten Rest vom Embryo verzehrt, so dass von der ursprünglichen Samenknospe nichts weiter übrig ist als deren Häute, Embryosack und Embryo selbst.

In der Ausbildung des Embryo im gereiften Samen aber differiren die Phanerogamen wiederum sehr; während einige kein Endosperm und einen völlig zu einer kleinen Pflanze vorgebildeten Embryo besitzen, haben andere sehr viel Endosperm und eine auf wenigen Theilungen stehen gebliebene Embryonalkugel, die nun erst bei der Keimung die weiteren Prozesse durchläuft, welche die vorher genannten Embryonen schon im mütterlichen Organismus vor der Samenreife durchliefen. Die Embryonen werden also gewissermaassen auf verschiedenen Entwicklungsstufen geboren, und die Stufe muss den Keimungsbedingungen ent-

sprechen, ist aber vielfach etwas sehr constant in den natürlichen Gruppen der Phanerogamen Vererbtes. Daher hat die natürliche Systematik Verwendung von diesen Entwicklungsstufen gemacht, die später *rite* zu bezeichnen sind; für die sexuelle Reproduction selbst haben sie keine wichtige Bedeutung.

In Figur 20 ist der Abschluss der Entwicklung dargestellt, welche der Embryo von *Orobanche* durchläuft; bei Vergleich von Fig. 19 IV d wird man erkennen, dass die Theilungen der Embryonalkugel noch weit vorgeschritten sind im Reifezustande des Samens, und dennoch ist gerade dieser Embryo noch ein sehr wenig entwickelter; um so mächtiger ist das Endosperm entwickelt.

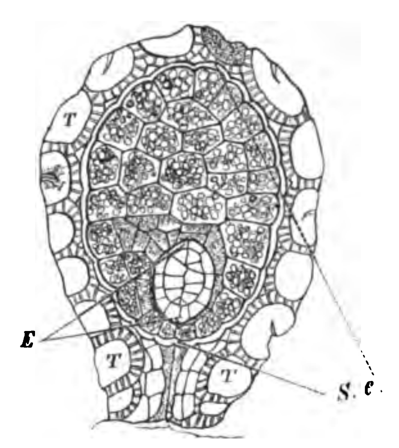


Fig. 20. (B. 154.)

Optischer Längsschnitt durch den reifen Samen von *Orobanche Hederae* bei mittlerer Vergrösserung; die frühere Mikropyle ist nach unten gewendet. S. e. die Wandung des Embryosacks nach Verdrängung aller übrigen Zellen des Nucleus; darin eingeschlossen das Endospermgewebe mit Reservestoffen, und von diesem umschlossen der Embryo E im Längsschnitt; T die Samenschale, hervorgegangen aus dem einfachen Integument I in Fig. 19 III. Nach Koch, l. c.

f) Relationen zwischen Blüthe und Frucht. — Die Veränderungen, welche das Gynäceum nach der Befruchtung durchläuft und welche direkt oder indirekt mit der Fortentwicklung der Eizelle im Zusammenhang stehen und die Keimung des Embryo sichern sollen, lassen es wünschenswerth erscheinen, eine veränderte Terminologie für den Reifezustand eintreten zu lassen, um klarer in den Ausdrücken zu sein; nur darf nie vergessen werden, dass diese Terminologie der früheren correspondirend sein soll. Am besten erklärt sich daher dieselbe durch direkte Beziehung auf die früher gegebene Terminologie des Gynaeceums.

	Zeit der Empfängnissfähigkeit der Eizelle: Anthesis.	Zeit des loslösungsfähigen Zustandes der Sexualproduction: Maturatio.
[Die nicht ♀ Organe:	Perianthium und Androeceum.	Induviae.]
Die Gesammttheile der ♀ Organe:	Gynaeceum.	Fructus.
Die Zuleitung des Pollenschlauches:	Stylus und Stigma . . .	Residua oder O.
Die Samenknospen enthaltende Höhlung:	Germen.	Pericarpium.
Das einzelne Phyllom des Ganzen:	Ovarium.	Carpellum (Fruchtblatt).
Dessen Bestandtheile:	Placenta.	Trophospermium (Samenleiste).
	Gemmula (Synom. Ovulum).	Semen.
Bestandtheile der Samenknospe:	Nucleus.	Perispermium oder O.
	Integumentum.	Testa (Samenschale).
	Sacculus embryonalis . .	[Testa interior, Endopleura].
Dessen geformter Inhalt:	Zellkern und Antipoden und Synergiden . . .	O oder als Neubildung Endospermium.
	Eizelle, Ovum.	Embryo.

Ich habe die deutsche Terminologie nur da hinzugefügt, wo sie sich nicht aus der Uebersetzung von selbst versteht und wo sie neben der internationalen latinisirten gebräuchlich ist; letztere verdient wegen präciserer Definition und all-

gemeinerer Verwendung bei den verschiedenen, Botanik treibenden Nationen den Vorzug. Man wird von der einen oder anderen Klasse von Ausdrücken Anwendung machen, je nachdem man sich mehr in dem Stadium der Blüthe oder in dem der Frucht befindet. Von der Testa ist zu sagen, was von den Integumenten galt, nämlich dass sie einfach oder doppelt vorhanden sein oder in sehr seltenen Fällen *(Santalaceae)* fehlen kann; doch kommen später noch häufige Auswüchse, Vermehrungen oder auch Reductionen der in der Samenknospe angelegten Zellen vor, die zur speciellen Morphologie der Frucht gehören. Zunächst haben wir für die angiospermen Phanerogamen unsere Entwicklung beendet, da wir die Ausbildung des empfängnissfähigen Eies zum geschlechtlich erzeugten Nachkommen der betreffenden Pflanze verfolgt haben; auf diese folgt, charakteristisch für die Phanerogamen, die Samenruhe, bis zur Keimung andauernd; nach der Keimung entwickelt sich der Embryo weiter und bildet seine ersten Sprossungen, welche wir schon in Fig. 1 zum Ausgangspunkt unserer morphologischen Betrachtungen nahmen. Der Cyklus der Erscheinungen ist damit vollendet.

Darauf aber mag gleich an dieser Stelle aufmerksam gemacht werden, dass in der Samenruhe eins der wichtigsten Charakteristica der Phanerogamen den Archegoniaten, besonders den Gefässkryptogamen gegenüber liegt, deren Entwicklung in dem 2. Hefte dieser Encyklopädie (autore SADEBECK) nachgesehen werden mag. Bei diesen kennt das befruchtete Ei keine Pause in seiner Entwicklung zur vollendeten Pflanze, ein Akt der Keimung im Sinne der Phanerogamen existirt nicht, sondern die Embryonalanlage entwickelt sich ohne Ruhe weiter bis zum Tode des einen sexuell erzeugten Individuums; die vegetative Ruhe für die Gefässkryptogamen liegt in einer vegetativen Bildung in den Sporen.

Auch darauf sei noch aufmerksam gemacht, ehe wir mit den Untersuchungen über den Sexualitätsvorgang der Gymnospermen beginnen, dass die reiche Entwicklung des Perianthiums mit manchen Nebenapparaten, welche den Gymnospermen durchaus abgeht, die ungleiche Entwicklung (Dichogamie) der Geschlechter und der Polymorphismus der Sexualorgane in monoclinen Blüthen eine kreuzweise Befruchtung sicherer bewerkstelligen sollen, sofern dieselbe durch Insekten vollzogen wird; die Windblüthler besitzen andere, einfachere Einrichtungen hierzu. Ueber diese interessanten Blüthenverhältnisse ist die Abhandlung MÜLLER's in der ersten Lieferung dieser Encyklopädie nachzusehen.

Vorgänge bei den Gymnospermen. — Es soll nun jetzt aus der Befruchtung der Gymnospermen dasjenige hervorgehoben werden, was in erster Linie den Unterschied dieser Abtheilung von den angiospermen Phanerogamen bedingt. Gerade diese Abtheilung, namentlich die Coniferen, sind durch STRASBURGER's wiederholte Arbeiten [Die Befruchtung bei den Coniferen, Jena 1869; d. Coniferen und Gnetaceen, 1872; Zellbildung und Zelltheilung, 1876, pag. 293; Befruchtung und Zelltheilung, 1878, pag. 26 sqq.; die Gymnospermen und Angiospermen, 1879], denen sich neuerlich WARMING's Untersuchungen über die Cycadeen auch im Punkte der Befruchtung gerade so genau anschliessen [Oversigt over d. Kgl. Dansk. Vidensk. Selsk. Forhandl., Kjoebenhavn 1877 und 1879], so genau untersucht worden, wie wenige andere Familien des Phanerogamenreiches, und sie verdienen diese grosse Beachtung auch besonders wegen der nahen Beziehungen, in die sie als niederste Phanerogamen-Klasse zu den höchsten Gefäss-Kryptogamen treten. Es ist aber des Raumes wegen hier nur ein kürzeres Eingehen auf diese interessanten Beziehungen gestattet.

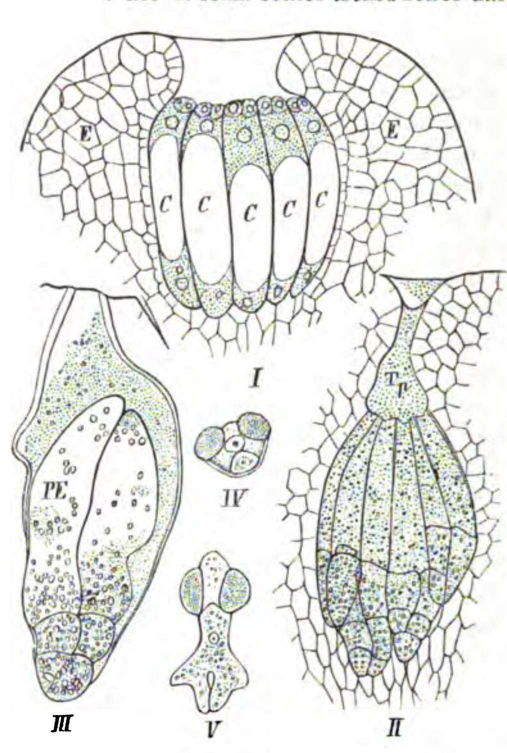
a) **Ausbildung der männlichen Organe.** — Die B
hier durch Pollenkörner und Eizellen in Embryosäcken, letz
knospen entstanden, vor sich. Allein die Pollenkörner scho
wandtschaft mit den aus den Mikrosporen gewisser Gefässk
wickelnden männlichen Prothallien durch eine Mehrzelligke
körnern der Angiospermen nur angedeutet war. Fig. 21,
mehrzelliges Pollenkorn, dessen zwei seitliche Eckzellen als
den Flug und das Erreichen der Eizellen zu erleichtern.
entstammen aus Antheren, deren äussere Erscheinung ebens
von den vorher betrachteten abweicht; man bezeichnet
Pollensäcke, und sie bilden sich bei vielen Gymnosperm
zu beobachten bei *Ceratozamia)* in grösserer Zahl, oft in rege
auf der Unterseite spiralig angeordneter Phyllome, welche il
Beziehung zur Schau tragen und daher an Stelle von Stami
blätter bezeichnet werden; die Staubblätter bei anderen A
nicht verwachsene Pollensäcke, und an diese schliessen
spermen Staminen zunächst an. — Die Pollenkörner entwi
der dazu bestimmten Zellen einen Schlauch, wie Fig. 21,
Schlauch hat dem abweichenden Bau des weiblichen Sexuala
eine geringe Länge aber eine viel bedeutendere Dicke.

b) **Ausbildung der weiblichen Organe.** — Die
wir abweichend von allen angiospermen Phanerogamen o
nie in einem Germen eingeschlossen; sie nehmen entwede
lichen Blüthenachse selbst ein (die Blüthen der Gymnospe
oder entspringen seitlich unter dem Achsenscheitel, stehen
oder sie liegen endlich frei auf der Oberfläche der sie bi
finden sich an deren Basalzipfeln frei als metamorphosirt
der letztere Fall *(Ceratozamia)* ist ganz besonders instructi
rungen über den morphologischen Rang der Samenknosp
Mit dieser wechselnden Lage und Befestigungsweise, die
der mangelnden Einschliessung durch die Ovarien hat, h
Stylus und Stigma zusammen, da diese nur als Zuleitung i
men Sinn haben. Die Pollenkörner müssen daher auf
Samenknospe selbst gelangen, und von dort ohne weite
Innere derselben eindringen. Es mag darauf hingewiesen
gedrängten Blüthen der Coniferen und Cycadeen die offe
an einander schliessen, dass sie die an oder auf ihnen befe
fast ebenso genau (bis auf die zur Befruchtungszeit nothw
Stellen) umhüllen, wie es das einfache oder zusammenges
giospermen bewirkt; wir haben hier gewissermaassen den
Schutzeinrichtung, die die Ovarien den Samenknospen zu

Letztere selbst sind von variablem, oft aber sehr ei
Integument, Nucleus und Embryosack wie die vorher betra
sich aber wesentlich durch die Beschaffenheit ihres Embr

Derselbe entsteht weit von der Mikropyle entfernt u
fruchtung von vielen Zellreihen des Nucleus umschloss
bedeutende Grösse. Lange vor der Befruchtung bildet si
(E, Fig. 21 I); bei den Angiospermen war bekanntlich da
in Folge der Befruchtung auftretende Bildung, und dieses

wicklungsgeschichtlich nicht mit dem der Gymnospermen vergleichen; schon SACHS aber hat in der 1. Aufl. seines Lehrbuches darauf hingewiesen, dass die Antipoden der Angiospermen diesem vor der Befruchtung auftretenden Endosperm der Gymnospermen als entsprechend aufgefasst werden können. Letzteres entsteht durch freie Zellbildung an der inneren Wand des Embryosacks, wird bald zu einem festen Gewebe mit Cellulosemembranen, neue Lagen von Zellen bilden sich von Innen aus, und bald ist der ganze Embryosack mit dem kleinzelligen Gewebe erfüllt. Einzelne Zellen nahe dem Scheitel des Sackes haben zuletzt ihre Theilung eingestellt und dabei eine relativ bedeutendere Grösse angenommen; sie liegen zuerst unmittelbar an der Wandung des Embryosackes, zeigen einen grösseren Kern als ihre Nachbaren, trennen aber bald eine kleinere obere Zelle als Grenze gegen die Wand von sich ab: die Halszelle; diese kann ungetheilt bleiben; in vielen Fällen aber, wie bei *Callitris*, Fig. 21 I., theilt die Halszelle sich wiederum und nochmals. In der unten abgeschiedenen Hauptzelle bleibt dieser Zustand ziemlich lange erhalten, aber kurz vor der Befruchtung tritt nochmals eine Veränderung ein. Der Zellkern, welcher bisher in dem organisch unteren, d. h. an die Halszellen anstossenden Theile sich befand, theilt sich, und seine beiden Hälften werden sogleich durch eine Hautschichtplatte von einander getrennt; dadurch wird nochmals eine Kanalzelle abgeschieden, welche der Bauchkanalzelle der höheren Kryptogamen zu vergleichen ist; der Kern der (oberen) Eizelle wandert nun unter bedeutender Vergrösserung nach deren Mitte.



(B. 155.) Fig. 21.

♂ und ♀ **Sexualapparat der Coniferen.** I. Längsschnitt durch den Scheitel eines Embryosackes von *Callitris quadrivalvis* mit 5 zur Empfängniss fähigen Corpusculen C; an denselben je zwei Halszellen oben abgeschnitten, im Innern Kanalzelle und Centralzelle, E die Endospermzellen. — II. Embryosackscheitel von *Juniperus virginiana* mit 6 Corpusculen, welche durch einen von oben eingedrungenen Pollenschlauch befruchtet und alle in Theilungsstadien eingetreten sind; T.p. Pollenschlauch. III. Ein einzelnes befruchtetes Corpusculum derselben Art mit weiter vorgeschrittenen Theilungen; PE der Proembryo. — IV. ein zur Befruchtung reifes Pollenkorn von *Abies excelsa;* V. dasselbe mit ausgetriebenem Pollenschlauch. — Alle Figuren nach STRASBURGER, [Befruchtung der Conif., u. Zellbild. und Zellth.] — Vergr. 100 bis 250. —

Die Apparate, deren Bildung soeben kurz geschildert wurde, sind die Empfängnissorgane, welche den »Keimbläschen« der Angiospermen conform erklärt wurden. HOFMEISTER, dessen Untersuchungen in früherer Zeit die ausführlichsten waren, hat sie Corpuscula genannt, und unter dieser Benennung figuriren sie in fast allen heutigen Lehrbüchern. STRASBURGER hat an die Aehnlichkeit im

Bau und der Entwicklungsweise sowie der Befruchtung mit den Archegonien der höheren Kryptogamen angeknüpft und bezeichnet sie als solche.

c) Der Befruchtungsvorgang. — In den Corpusculen oder Archegonien ist die untere Zelle die Eizelle, das Ovum; die Befruchtung tritt ein, sobald der — gewöhnlich langsam vorwärts wachsende — Pollenschlauch durch das obere Nucleusgewebe der Samenknospe und durch die Halszellen der Corpusculen hindurch bis zu ihr vorgedrungen ist (s. Fig. 21, II T.p.); letzterer ist mit körnigem Plasma dicht erfüllt und lässt seinen Inhalt in gelöster Form in das Ei eindringen, da sich bei einigen Coniferen zarte Tüpfel (wie gewöhnlich bis zur primären Zellmembran reichend) nachweisen liessen, die verschlossene Poren an der Spitze des Pollenschlauches repräsentiren; auch wird der Schlauchinhalt sichtlich in den Eikern aufgenommen. Es hat sich übrigens auch hier constatiren lassen, dass in den Pollenschlauch zwei Primordialzellen vorn nach der Spitze hingeführt werden und erst dann zur Auflösung gelangen, wenn derselbe die Eizelle erreicht hat. Alsdann pflegt der Raum über den Corpusculen sich zu verengen, so dass der hier eingedrungene Pollenschlauch oft zerquetscht wird.

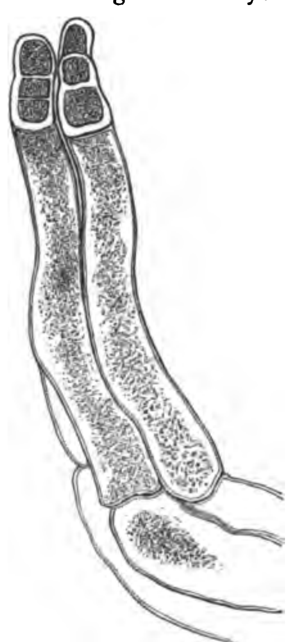
d) Entwicklung der Eizelle zum Embryo. Beseitigung der Polyembryonie. — Das Resultat der Befruchtung muss nun hier ein anderes sein als bei den Angiospermen, weil bei diesen vor der Befruchtung keine solid geformte Eizelle vorhanden ist, sondern dieselbe sich erst durch die Befruchtung in eine feste Membran einkleidet.

Bei den Gymnospermen ist sie dagegen schon lange vor der Befruchtung thätig, gliedert die vorhin genannten organisch unteren Zellen ab und verschliesst sich dadurch nach der Mikropyle hin. Auf die Befruchtung durch den von dort her eindringenden Pollenschlauch hin löst sich nunmehr ihr Zellkern auf, und an dessen Stelle treten, gleichzeitig in grösserer Anzahl, neue Zellen mit eigenen Kernen auf. Zahl und Stellung derselben wechselt nach Familie und Tribus zwischen 3 und einer sehr grossen Zahl im organischen Scheitel oder regellos vertheilter; so entsteht das Bild in Fig. 21, II und III, wo die ersten Zellbildungen im Scheitel (in den Figuren stets im unteren Ende) der Corpuscula dargestellt sind.

Diese Zellen wachsen nun in derselben Richtung, in welcher sie sich gebildet haben, lange weiter und bilden so eine oder mehrere Embryonalanlagen, welche wir wiederum als Proëmbryonen bezeichnen wollen, so lange sie fädig fortwachsen. Dieselben lassen sich besonders gut bei unseren befruchteten Nadelhölzern beobachten; die Fichten besitzen einen Proembryo, die Kiefern durch Spaltung der einheitlichen Anlage mehrere; eine solche zeigt Fig. 22 (s. folg. Seite). Die Entwicklung ist, verglichen mit den Angiospermen, eine sehr langsame, besonders bei den Coniferen mit zweijähriger Samenreife. Für diese giebt Hofmeister an, dass in dem rasch sich vergrössernden Embryosack das schon vor der Vollendung der Corpusculen entsandene Endosperm sich nochmals auflöst, und dass nochmals durch freie Zellbildung ein neues Endosperm entsteht. Dieses dürfte man dann als dem angiospermen Endosperm entsprechend betrachten, und um so mehr ist dann der Vergleich des primären Endosperms im Embryosack der Gymnospermen mit den Antipoden der Angiospermen berechtigt.

In den oben angeführten Schriften Warming's ist aber auf der anderen Seite auch auf eine sehr interessante Abweichung in der Befruchtung der Cycadeen, speciell der Gattung *Ceratozamia* (welche so häufig in unseren Gewächshäusern fructificirt), aufmerksam gemacht, welche eine Vergleichung mit den Befruchtungs-

prozessen der höheren Kryptogamen noch näher legt, als es die morphologische Gliederung im Embryosack veranlasste. Es fanden sich nämlich in den reifen »Samen«, welche sich von der genannten befruchteten Pflanze ablösten, stets nur Embryonen vor, deren Entwicklung sehr weit zurück war und die in ihrer ganzen Gestalt noch sehr an den Fig. 22 gezeichneten Proembryo erinnern, aber schon an der Spitze weit mehr Zelltheilungen gebildet hatten. Diese Gebilde, die mit dem Begriffe von ausgereiften Samen nicht recht zusammenfallen, entwickelten sich nach der Aussaat weiter und liessen in den auf die Saat folgenden Monaten die verschiedenen Phasen der Embryonalbildung an sich weiter verfolgen, keimten nach Verlauf von sechs Monaten mit entwickelten Embryonen. Dieselbe Erscheinung beobachtete BOUCHÉ an *Ceratozamia mexicana*, deren Befruchtung im botanischen Garten zu Berlin gelang [Berliner Monatsschrift f. Gartenbau, 1880, pag. 98]. Auch bei anderen Cycadeen werden die Samen in einem Zustande abgeworfen, wo der Embryo noch in seiner Ausbildung begriffen ist, und das Entwicklungsstadium, welches sie an dem Carpell selbst durchlaufen, ist bei derselben Art sehr verschieden. — Man kann diese Erscheinung vergleichen mit der bei gewissen Familien der Angiospermen (Orchideen, Monotropa, Orobancheen), wo die Samen zwar einen ausgebildeten Embryo besitzen, aber einen sehr wenig entwickelten (einen E. indivisus); mehr aber noch lenkt alles zu einem Vergleich mit den höchsten Gefässkryptogamen hin, deren abgeworfene Makrosporen sich fern von der Mutterpflanze nach geschehener Keimung und Befruchtung unmittelbar zur Pflanze entwickeln. Zwar bleibt immer der grosse Unterschied bestehen, dass die *Ceratozamia* ihre Eizellen am Ovarium der Stammpflanze befruchten lässt und sie erst hernach abwirft, während die Makrosporen erst nach ihrer Loslösung den Sexualakt begehen; aber es fehlt doch auch für erstere die normale Samenruhe der angiospermen Embryonen, an der die unentwickelten Embryonen aus den citirten Familien ebenso sehr Antheil haben, wie die hoch differenzirten.

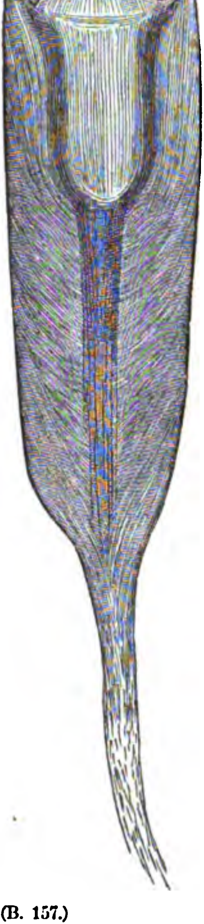


(B. 156.) Fig. 22.
Proëmbryo von *Pinus Strobus* im optischen Längsschnitt bei 250facher Vergr.; befruchtet im Mai, Entwicklungsstadium Mitte Juli.

Kehren wir nach dieser Abschweifung zurück zur letzten Ausbildung des Embryo bei den Gymnospermen. Die Proëmbryonalzellen, zu langen Schläuchen gestaltet, wachsen also aus den Archegonien heraus und gelangen in Mehrzahl in das zu ihrem Durchlass erweichte Endospermgewebe des Embryosacks. Die Proëmbryonen sind oft sehr zahlreich in einem jeden enthalten, nicht nur, weil die Zahl der Archegonien oft eine sehr grosse ist, sondern auch weil die aus jedem Archegonium entsprungene Anlage häufig noch durch Spaltung mehrere Embryonen neben einander zu erzeugen beginnt. Wir finden also hier eine starke Polyembryonie angelegt, aber fast nie entwickelt; denn der reife Samen zeigt fast ausnahmslos nur einen einzigen Embryo, der durch besonders kräftiges Wachsthum seine Concurrenten verdrängt und aufgelöst hat. Während dieses andauernden Wachsthums schwillt der Embryosack sammt den in ihm eingeschlossenen Endospermgewebe gleichfalls mächtig an und verdrängt die ihn von

dem Integument trennenden Nucleuszellen; die Testa des reifen Samens umschliesst daher nur ihn sammt Endosperm und Embryo.

Letzteren stellt Fig. 23 von einer Conifere dar, aus dem Endosperm herausgelöst; an seiner Basis sind noch die Reste des Proëmbryo in Fadenform zu erkennen, im übrigen besteht er aus einer soliden Achse mit einem Quirl von Cotyledonen unterhalb der Spitze; die Wurzel ist lang gestreckt, und während in den übrigen Theilen die Anordnung und das Wachsthum von der organischen Basis des Embryosacks zu dessen Spitze hin erfolgt, also von der Stelle der Halszellen zum entgegengesetzten Ende, so hat sich die Wurzel schon hier in entgegengesetzter Richtung entwickelt und wächst dem einstigen Mikropylentheil des Samens entgegen. Diese Richtung hat die Wurzel bei allen Phanerogamen überhaupt; es sei nur noch erwähnt, dass sie in den Embryonen als Radicula bezeichnet wird, obgleich sie eine primäre Sprossung ist, ebenso wie die Hauptachse Cauliculus heisst; Cotyledonen sind bekanntlich deren erste Phyllome, die von ihnen eingeschlossenen, später erst sich entwickelnden oberen Blätter führen mitsammt dem darunter versteckt liegenden Vegetationspunkt der Hauptachse den Namen Plumula. —



(B. 157.)

Fig. 23. Entwickelter Embryo von *Pinus Strobus* 30-fach vergr., ein Monat älter als die in Fig. 22 dargest. Proëmbryonen.

Die Frage, welcher morphologische Werth der Samenknospe der Phanerogamen zukomme, soll hier noch nicht erörtert werden, da sie die Kenntniss morphologischer Specialitäten voraussetzt, welche erst nachfolgen werden. Es sei nur im Voraus hervorgehoben, dass die Mehrzahl der Botaniker jetzt in der noch neuerdings von Warming [de l'Ovule, l. c. pag. 74 des Separatabdruckes] resumirten und hauptsächlich durch Celakovski vertheidigten Ansicht übereinstimmen, nach welcher die Samenknospen blattbürtig sind und als Epiblasteme (resp. Metablasteme) der Ovarien auftreten.

Beziehungen zwischen den Befruchtungsvorgängen der Phanerogamen und Kryptogamen. — Wichtiger aber noch als diese Frage ist die Entscheidung darüber, in wiefern eine Vergleichung der Befruchtungsverhältnisse phanerogamischer und kryptogamischer Pflanzen zulässig ist. Denn bei der Constanz, welche die grossen Klassen des Pflanzenreichs im Wesen der Befruchtungsart zeigen, muss auf eine direkte Beziehung der phanerogamischen Art auf die der höchsten Kryptogamen gerechnet werden, wenn die natürliche Systematik nach den Lehren der Descendenztheorie die letzteren als die Stammklasse der ersteren hinstellen will. Ich habe daher schon bei der Erwähnung der späten Embryoausbildung in *Ceratozamia* darauf hingewiesen, dass jeder Vergleich herbeigezogen werden müsse, um den schroffen Uebergang zwischen Phanerogamen und Kryptogamen zu mildern; und die genaue Kenntniss der Befruchtungsverhältnisse der letzteren [s. Sadebeck's Abhandlung, Lieferung 2) zeigt, dass ein Vergleich sehr gut gezogen werden kann zwischen den Heterosporeen (z. B. *Salvinia* l. c. pag. 187 u. 188; *Selaginella* und *Isoëtes* pag. 190 u. 191 etc.), und den Gymnos-

permen, wodurch zugleich die letzteren als die niedrigste Abtheilung der Phanerogamen auftreten; denn ein direkter Vergleich zwischen Angiospermen und Kryptogamen würde sehr schwierig sein, da die sexuellen Veränderungen in jenen schon bis zu bedeutendem Grade vorgeschritten sind.

Aber die Gymnospermen stimmen in Hinsicht auf die Embryosackentwicklung theilweise so sehr mit den genannten Kryptogamen überein, dass der Vorschlag, die Corpuscula derselben als Archegonien zu bezeichnen, vollständig annehmbar erschien, und von dieser Auffassung ausgehend würde dann das primäre Endosperm im Embryosack der Gymnospermen dem Prothallium einer gekeimten Makrospore entsprechen, der ganze Embryosack der ganzen Makrospore, und natürlich würden die Embryonen beider Klassen homologe Gebilde, in beiden aus der Eizelle des Archegoniums entstanden, sein, wenn auch der weitere Entwicklungsgang beider genug Abweichungen zeigt. In derselben Betrachtungsweise dürfen wir nun das Pollenkorn mit der Mikrospore der bezüglichen Abtheilungen vergleichen, wo wir in der Mehrzelligkeit des gymnospermischen Pollenkorns die beste Stütze finden; ein Pollenschlauch würde dem Spermatozoïden-bildenden männlichen Prothallium der gekeimten Mikrospore entsprechen, die Primordialzelle im ersteren, sofern sie den befruchtenden Saft bildet, einem Spermatozoïd selbst, und überall würden Sporen und phanerogame Sexualorgane als blattbürtige, direkt aufeinander zu beziehende Sprossungen auftreten.' [Vergl. hierüber auch PRANTL's Bemerkungen über die Verwandtschaftsverhältnisse der Gefässkryptogamen und den Ursprung der Phanerogamen, in den Verhandl. der phys.-med. Ges. zu Würzbg. Bd. X.] Dieser Auffassung ist STRASBURGER neuerdings insofern entgegen getreten, als er die direkte Bezüglichkeit der angiospermen Sexualorgane auf die gymnospermischen in Abrede stellt, auf Grund des in beiden abweichenden Zelltheilungsprozesses. In meiner Schilderung bin ich nicht weiter darauf eingegangen, habe aber vorausgesetzt, dass jeder aufmerksame Leser die homologen Stücke bei Angio- und Gymnospermen leicht selbst herausfinden würde, da schon die Terminologie dazu anleitet. Wie WARMING aber gezeigt hat, bleibt die Durchführung des Vergleiches auch unter dem Druck der neuen Beobachtungen bestehen, sobald man nur eine entsprechende Veränderung trifft und den Embryosack nicht der Spore oder dem Pollenkorn, sondern einer Pollenmutterzelle etc. homolog setzt, welche Tetraden bildet, wie der Embryosack erst Tetraden bildet und dann allerdings 8 Zellen mit veränderter physiologischer Aufgabe entstehen lässt. — Es gehört eine genaue Erörterung dieser Streitfrage umsoweniger hierher, als sie in das Gebiet der natürlichen Systematik zu weisen ist; diese aber wird sich die direkte Beziehung der Befruchtung der Angiospermen auf die der Gymnospermen nicht nehmen lassen und wird niemals erstere als eine isolirte Klasse betrachten, wenn sogar die zuerst viel grösser erscheinende Kluft zwischen Gefässkryptogamen und Gymnospermen durch die genauen Untersuchungen überbrückt worden ist.

Historische Entwicklung der Sexualitätstheorie. — Der Entwicklungsgang, welchen die Vorstellung von der Geschlechtsthätigkeit der Phanerogamen in der Geschichte der Botanik genommen hat, bildet in letzterer eins der interessantesten Kapitel, aus dem ich hier die Hauptpunkte gemäss der vortrefflichen Darstellung in der »Geschichte der Botanik« von SACHS hervorhebe. Obgleich an einigen gravirenden Fällen von steter Dioecie richtiger Culturpflanzen, nämlich von *Phoenix dactylifera*, den Naturvölkern des Alterthums schon der factische Unterschied zwischen »männlichen« und »weiblichen« Pflanzen, resp. Organen, bekannt geworden war, so wendete sich doch ARISTOTELES und seine Schule mit Entschiedenheit gegen die Idee von geschlecht-

licher Differenzirung bei den Pflanzen; nur THEOPHRAST suchte letztere zu vertheidigen, die übrigen altclassischen Philosophen, wie namentlich auch PLINIUS, folgten der aristotelischen Behauptung; und somit hielt sich dieselbe unangefochten das ganze Mittelalter hindurch. So begannen erst spät die ersten wirklichen Untersuchungen über diesen Gegenstand; abgesehen von einigen wirkungslosen Vorläufern behauptete zuerst GREW (1682) fest, dass die Staminen die männlichen Organe seien; nur wurde seine richtige Meinung durch die damals herrschenden chemischen Ansichten sehr entstellt. Mit CAMERARIUS (1691—1694) haben wir die erste, auf scharfe Experimente (mit *Mercurialis* und *Ricinus*, wiederum also diclinen Blüthen) gestützte Beweisführung der Sexualität der Phanerogamen anzusetzen, und dieser geistvolle Forscher erkannte auch sehr wól die Tragweite seiner Entdeckungen. Ihm folgte nun bis zur Mitte des vorigen Jahrhunderts eine lange Periode des Kampfes zwischen Anhängern und Gegnern der Sexualitätslehre, während welcher die gesammte Botanik in zwei Heerlager getrennt war. Die Sexualtheoretiker führten gegen ihre Gegner, namentlich gegen TURNEFORT und PONTEDERA, Versuche mit monoclinen Blüthen in's Feld, an denen durch Abschneiden der Staminen die Fruchtbildung verhindert war (BRADLEY's Versuche mit Tulpen 1717); bei dieser Gelegenheit wurde sogar schon 1740 durch LOGAN die Uebertragung von Pollen durch den Wind an *Zea Mais* erkannt; eine besondere Bedeutung hatte der gelungene Versuch, eine *Chamaerops humilis*, die im Berliner Garten weibliche Blüthen gebildet hatte, durch Blüthenstaub einer im Garten zu Leipzig cultivirten männlichen Pflanze zur Fructification zu bringen. Hiernach traten die Gegner der Sexualität zurück; bezeichnend ist, dass der junge LINNÉ schon von Anfang an sein auf Staminen und Ovarien gegründetes System Sexualsystem genannt hatte.

Aber noch viel länger währte der Kampf um die Art und Weise der Befruchtung; hier standen sich die drei Ansichten gegenüber: Epigenesis, Evolution und wahre Kreuzung. Nur die letztere nahm den Sachverhalt so an, wie er sich bis heute bestätigt hat, nämlich dass die Pollenkörner die männliche, die Samenknospen die weibliche Action haben, und dass die Nachkommenschaft aus dem vereinten Zusammenwirken beider hervorgeht. Dies letztere wurde durch KÖLREUTER's Experimente (1761—1766) an Bastarden bewiesen, da diese nur dann intermediäre Formen zwischen den beiden Elternarten sein können, wenn die den Pollen liefernde Pflanze gerade so dazu mitwirkt wie die die Samenknospe erzeugende; diese Experimente wurden später in grosser Ausdehnung von GÄRTNER und SPRENGEL weitergeführt, und dadurch auch in dieser Richtung einstweilen eine richtige Ansicht zur herrschenden gemacht.

In diesem Jahrhundert musste nun der Vorgang selbst durch genaue mikroskopische Analyse festgestellt werden; die optischen und präparirenden Hülfsmittel traten an Stelle der einfachen früheren Experimente. Zuerst war der Fortgang ein sehr glücklicher; schon 1823 schilderte AMICI die Grundzüge des Befruchtungsvorganges; und als BRONGNIART bei weiteren Untersuchungen das Resultat gefunden zu haben glaubte, dass die von den Pollenkörnern auf dem Stigma entwickelten Schläuche in der Tela conductoria platzten und dadurch ihren befruchtenden Inhalt ergössen, so nahm AMICI seine Beobachtungen wieder auf (1830) und constatirte das Vorwachsen der unverletzten Schläuche bis zur Mikropyle der Samenknospe.

Nun aber sollte ein Mann in die weitere ruhige Entwicklung der Kenntniss vom Befruchtungsvorgange störend eingreifen, den wir oben in der Skizzirung der Entwicklung der Morphologie als einen geistig weit hervorragenden Denker kennen gelernt haben; SCHLEIDEN war in seinen Untersuchungen hierüber durchaus incorrect, und seine Autorität brachte wiederum eine Theilung der Botaniker in zwei Heerlager hervor. Er glaubte gesehen zu haben, [»Ueber Bildung des Eichens und Entstehung des Embryos bei den Phanerogamen«; Leop.-Carol. Acad. 1837; und »Beiträge zur Phytogenesis u. über Entwickl. d. Phanerogamen«, Berlin 1837—39.] dass in jedem Fall von Befruchtung der Pollenschlauch in die Samenknospe eindränge und den Embryosack von der Mikropyle her durchwüchse, dass dann der ausserhalb letzterer liegende Theil abstürbe, die vordere, im Sack befindliche Spitze dagegen weiter sich ausbildete und, durch die »Samenknospe« selbst ernährt zum Embryo würde. Dadurch war das Pollenkorn zum eigentlichen Träger der weiblichen Geschlechtsthätigkeit, zum Embryobildner, gemacht, und eine neue Idee von Epigenesis statt der Doppelaction der Sexualorgane geschaffen. Dieser Idee trat besonders SCHACHT selbstthätig bei, MOHL und HOFMEISTER noch um so thätiger entgegen. Im Jahre 1850 wurde in Amsterdam eine Schrift von SCHACHT im Sinne der SCHLEIDEN'schen Embryoentwicklung

preisgekrönt, das Jahr vorher schon hatte die classischen Untersuchungen von HOFMEISTER [die Entstehung des Embryo der Phanerogamen, Leipzig 1849] gebracht, die ohne Polemik die beste Kritik von SCHLEIDEN's Theorie gab. Sowol die fortgesetzten, noch heute bis zu STRASBURGER's Untersuchungen über Befruchtung hin in allen Punkten vollgültigen exacten Untersuchungen HOFMEISTER's, als auch eine zu dem Zweck, die Befruchtungsfrage durch wenige aber um so genauer angestellte Untersuchungen zu lösen, von RADLKOFFER 1856 verfasste Schrift zeigten endlich den positiven Fehler SCHLEIDEN's und liessen die richtige Darstellung durchdringen und einen steten Fortschritt ermöglichen. Es sei noch zum Schluss erwähnt, dass die Entwicklung des Embryos selbst von der ersten Eizellentheilung bis zur vollendeten Samenreife (ausser von vielen Verfertigern monographischer Arbeiten) umfassend besonders durch HANSTEIN, HEGELMAYER und FLEISCHER untersucht worden ist. Was STRASBURGER um die richtigere Erkenntniss der Befruchtungsvorgänge für Verdienste sich erworben hat, ist schon oben wiederholt hervorgehoben. —

IV. Abschnitt.
Die Morphologie der Blüthe und Frucht.

Kapitel 1.
Die Inflorescenzen.

Es ist wiederholt hervorgehoben, dass die fructificirenden Sprosse ein über die sexuelle resp. fruchtbildende Thätigkeit hinausgehendes Leben nicht haben. Die Phanerogamen haben nun vielfach ein einfaches Mittel, um trotzdem immer gleichzeitig über eine grössere Menge von Sexualorganen verfügen zu können, indem sie die dazu bestimmten Sprosse in eine reiche Astbildung eintreten lassen. Es genügt für eine geringere Zahl von Blüthen, wenn dieselben successiv übereinander in den Blattachseln als einfache Zweige stehen, und diese Bildung sehen wir vorzüglich bei solchen Pflanzen, welche als annuelle die oberen überhaupt vorhandenen Blattachseln insgesammt zur Blüthenbildung verwenden können, da die Pflanze nicht perenniren soll; die Ackerbewohner der Gattung *Veronica*, die *Anagallis*, aber auch perennirende Pflanzen wie *Lysimachia* können als wohlbekannte Beispiele für solche einfach axilläre Blüthen dienen. Bei diesen ist der Zweig sogleich zum Blüthenstiel (Pedunculus) geworden und endigt in dem Torus der einen Blüthe. Es zeigen einige Holzgewächse in den Tropen sogar die Eigenthümlichkeit, einzelne Blüthen aus dem Holzstamm direkt hervortreten zu lassen; ob aus schlummernden Knospen oder nicht, muss einstweilen dahingestellt bleiben. —

Die Mehrzahl der Pflanzen aber hat in den Sexualsprossen eine viel reichere Verzweigung, indem die Hauptachse entweder überhaupt nicht, oder wenigstens erst nach Hervorbringung zahlreicher Nebenachsen in einen Torus sich umbildet, und die Hauptmasse der Blüthen an ihren Aesten steht. In diesem Falle sprechen wir von einem Blüthenstande (Inflorescentia), und die in den Inflorescenzen verkörperten Verzweigungsverhältnisse pflegen die der vegetativen Region an Reichthum weit zu übertreffen und für die natürliche Systematik durch die hier entfaltete Mannigfaltigkeit vorzügliche Charaktere zu liefern. So haben wir diese zu Anfang der specielleren Blüthenmorphologie hervorzuheben.

Allgemeine Charaktere. — Die Inflorescenzen unterscheiden sich von der zur Ernährung bestimmten oberirdischen Region derselben Pflanze in der

Regel auffallend durch den Mangel an entwickelter Blattfläch
oft noch gedrängter als dort, haben aber nur selten Petiolus u
geschieden, sondern bilden meist kleine, sitzende Schuppen
Eintheilung der Phyllome als Hochblätter oder Hypsophy
Sie können sogar bis zum völligen Verschwinden unterdrück
so schön in den Blüthentrauben der Cruciferen hervortritt; das
typisch vorhanden und nur in ihrer Ausbildung bis zum völlige
sind, beweist nicht nur der Vergleich mit nahe verwandten
noch mehr die Zuhülfenahme teratologischer Erscheinungen.

So besitzt z. B. die *Farsetia clypeata* nicht selten ein normales Deckbl
stiel der nicht sehr reichblüthigen Traube, und die Zahl der Beispiele lies
mehren. Hier werden wir zum ersten Male auf teratologische Erscheinun
klärung schwieriger morphologischer Fragen hingewiesen, und wir werden spä
Stellen davon Anwendung machen.

In dem Charakter der Inflorescenz liegt schon eine Zus
mehreren in subordinirtem Verhältniss zu einander stehenden Sp
eingeschlossen; wenn man daher von einer einfachen Inflo
satz zu zusammengesetzten spricht, so ist darunter die e
möglichen Sprosszusammensetzungen zu verstehen, wo nämlich
Inflorescenz einfache Aeste erzeugt, welche direkt in den
auslaufen. Die zusammengesetzten Inflorescenzen besitzen da
Verzweigung, und bei ihnen stehen die Blüthen, wenigstens ei
ihnen, an Aesten von höherer, wenigstens zweiter Ordnung; es i
ausgeschlossen, dass nicht eine einzelne Blüthe auch die relat
Inflorescenz und ebenso eine solche jeden primären Ast abschlie
wegen einen höheren Rang einzunehmen als die von den Aeste
getragenen. Wenn aber auch die Blüthen selbst dadurc
modificirt werden, so hängt doch deren Aufblühfolge und bes
so wesentlich davon ab, welche Achse sie trägt, dass auch
Schilderungen der Inflorescenzen dieselbe Terminologie eint
die in sie auslaufenden Achsen, und so sprechen wir de
Secundanblüthen, oder Blüthen ersten, zweiten, allgeme

Eintheilung der Inflorescenzen. Es ist bei Gelegenh
über die Verzweigungsart des Rhizoms (s. oben pag. 641)
Unterschied zwischen monopodialer und sympodialer
einandergesetzt worden und zugleich wurde auf die Merkmale a
welche jede derselben vor der anderen voraus hat. Es ist
(pag. 629) auf die Eigenthümlichkeiten der dorsiventrale
merksam gemacht, welche sich zu den beiden vorigen (als r
Gegensatz stellt. Genau dieselben Unterschiede, nur in veränd
und viel reicher ausgeprägt, sind jetzt für die Inflorescenzen als
grund maassgebend; auch bei ihnen hat man monopodial
dorsiventrale Verzweigungsarten zu unterscheiden, nennt die l
auch häufig wie bei der Rhizombildung indeterminirt, resp.
nach der Aufblühfolge der Blumen an ihnen von unten na
aussen nach innen, resp. umgekehrt, centripetal resp. centri
nach den beiden Haupttypen der beiden ersten Abtheilungen b
racemös) resp. cymös. Die letzteren Ausdrücke wendet E
pag. 34] an, der auf diesem Gebiete maassgebend ist.

Unterschiede der mono- und sympodialen Inflorescenzen. — Die relative Hauptachse der monopodialen (botrytischen) Inflorescenzen läuft, wenn sie normal gebildet ist, nicht in eine Blüthe aus; sie erzeugt in acropetaler Folge blüthenbildende oder sich selbst wiederum weiter verzweigende Nebenaxen, und die Zahl der letzteren hängt wesentlich von der Kraft ab, mit der die Hauptachse ausgerüstet ist; durch ein in der Inflorescenz selbst liegendes Gesetz ist dieselbe nicht bestimmt. Aus diesem Grunde nennt man sie indeterminirt, und dieser Ausdruck hat dieselbe Bedeutung wie beim Rhizom, wo er ausdrückte, dass die Zahl der Jahre, während welcher eine Pflanze mit monopodialer Achse perennirt, morphologisch nicht vorherbestimmt werden könne. Die Nebenachsen oder deren Zweige entwickeln sich natürlich der acropetalen Reihenfolge gemäss, und so blühen die von den untersten getragenen Blumen zuerst auf, während die oberen successive nachfolgen: da man in Grundrissen der Inflorescenz die Hauptachse in die Mitte setzt und die Astblüthen spiralig um sie herum ordnet, so ist der auf dieses Princip begründete Name »centripetale Inflorescenz« leicht zu verstehen und giebt für die Mehrzahl der monopodialen Achsen einen zutreffenden Charakter.

Im Gegensatz dazu stellt bei den sympodialen (cymösen) Inflorescenzen die Hauptachse sehr früh ihr Wachsthum ein (vergl. Figur 25. I und II) und überträgt die grössere Energie desselben auf die unter ihrem erlöschenden Scheitel in Ein- oder Mehrzahl auftretenden Seitenachsen; sehr oft läuft sie selbst in eine einzelne Blüthe aus, und diese muss als die zuerst gebildete zuerst erblühen. Die Nebenachsen ahmen die Verzweigungsweise der Hauptachse nach, sofern sie nicht überhaupt einfach bleiben, und so erhalten wir ein fortgesetztes System von kräftig beginnenden aber alsbald im Weiterwachsthum erlöschenden Achsen, deren Wachsthumskraft immer auf Achsen höherer Ordnung übertragen wird. Da dieselben sich im Grundriss (Diagramm) der Inflorescenz aussen um die central gedachte Hauptachse gruppiren, und da die Aufblühfolge bei der Blüthe der Hauptachse (sofern eine solche vorhanden ist und die Hauptachse nicht blind erlöscht) beginnend successive die der Primär-, Secundär-, allgemein der nten, n + 1ten u. s. w. Aeste trifft, so ist die Bezeichnung »centrifugale Inflorescenzen« anch hier eine nicht unklar gewählte, wenngleich die Achsenverzweigung als das Maassgebende zuerst betont werden soll.

A. Radiäre Inflorescenzen. — Diese zwei Gruppen enthalten nun aber noch eine Fülle verschiedener Ausbildungen, deren wesentlichste Charaktere in der Ausbildung (Streckung resp. Verkürzung) der Inflorescenz-Hauptachse, ferner in der Ausbildung der die Blüthen tragenden Zweige, in der Internodienbildung derselben, endlich im Fehlen oder Vorhandensein der Hypsophyllen liegen. Auch sei schon jetzt bemerkt, dass nicht alle Inflorescenzen insofern rein sind, als sie das monopodiale oder sympodiale Verzweigungssystem streng bis in ihre letzten Ausgliederungen fortführen; es giebt nicht wenige solche, welche in den höheren Auszweigungen von dem zuerst begonnenen Verzweigungssystem in das andere überspringen, und dadurch werden neben die Classification störenden Uebergängen zahlreiche gemischte Inflorescenzen gebildet, auf welche wir nach der Aufzählung der wichtigsten reinen (ungemischten) noch einen kurzen Blick zu werfen haben.

a) Botrytischer Typus. — Betrachten wir dieselben der Reihe nach, und zwar unter Zugrundelegung der ersten Eintheilung in rein botrytische und rein cymöse (resp. rein mono- und sympodiale) Inflorescenzen. Der botrytische

Typus gipfelt in der Traube (Racemus) selbst, wie sie für eine zweizeilig-alternirende Blattstellung, welche in der Blüthenregion allerdings ziemlich selten vorkommt, in Fig. 24 dargestellt ist. Die einzelnen Blüthen sind gestielt, entwickeln sich in der ihnen nach der Rangordnung zukommenden Reihenfolge, und in der Regel hat jeder Blüthenstiel ein Stützblatt unter sich; fehlt letzteres, so bleibt die Bezeichnung »Racemus« dieselbe, da sie sich nach der Achsenanordnung in erster Linie richtet und die Gegenwart der Bracteen als unwesentlich erachtet. Bei der Traube stehen die Blüthen im Range der ersten Verzweigungsordnung; ist aber jeder primäre Ast selbst der Erzeuger von Zweigen höherer Ordnung mit Blüthen, entsteht dadurch also eine mehrfach verzweigte Traube, so nennt man letztere Rispe (Panicula). Bei beiden sind die Blüthen selbst gestielt, und man unterscheidet in der Terminologie den Stiel der gesammten Inflorescenz als Pedunculus von den Partial-Blüthenstielen als Pedicelli; sind die letzteren nicht ausgebildet, die Blüthen also sitzend, so entsteht aus der Traube die einfache Aehre (Spica), und bei deren nochmaliger Verzweigung die zusammengesetzte Aehre. Die sitzenden Blüthen können nun sogar in das Innere der Hauptachse (Spindel, Rhachis genannt) hineinrücken, wenn diese fleischig wird und dadurch den Untertheil der Blüthen umschliesst oder auch dieselben ganz in kleine Höhlungen einbettet, so dass die Verkürzung der blüthentragenden Sprosse ihr grösstes Maas erreicht; in diesem Falle spricht man von Blüthenkolben (Spadix), und auch dieser kann einfach oder verzweigt sein; die Hochblätter des Spadix sind oft ebenfalls fleischig und zeichnen sich vor gewöhnlichen Bracteen wenigstens theilweise durch besondere Grösse und Färbung aus: diese bezeichnet man als Blüthenscheiden (Spatha). Eine eigenthümliche Modification der Aehre ist das Kätzchen (Amentum); man hat für dasselbe trotz des eigenen Habitus keinen scharfen Charakter, da als hauptsächlichstes Merkmal das Fehlen des Perianthiums in der Masse der im Amentum dicht zusammengedrängten Blüthen gilt, was aber auch bei Familien der Fall ist, denen man eine normale Aehre zuschreibt; der beste Charakter liegt wol darin, dass die Rhachis des Amentum sich nach dem Verblühen, resp. nach der Fruchtreife von ihrer Abstammungsachse ablöst und mit den Blüthen, resp. Früchten, zusammen abfällt, während die Rhachis der Aehre als solche erhalten bleibt und die Früchte einzeln abgliedert. Im Amentum fehlen die Bracteen nie, sondern sie ersetzen im Knospenzustande der Sexualorgane das in diesen Blüthen nicht ausgebildete oder nur rudimentäre Perianthium; die Bracteen bilden sogar häufig den ansehnlichsten Theil der Inflorescenz, abgesehen von der Rhachis selbst; sie bleiben für gewöhnlich krautig und weich, fallen auch oft vor der Fruchtreife ab; selten trifft man sie alsdann im verholzten Zustande und nennt diese Modification Zapfen (Strobilus). — Die eben betrachteten Inflorescenzen besassen alle eine gestreckte Rhachis mit deutlicher Internodienbildung; staucht sich die Rhachis, so dass nahezu von einem Punkte die primären Verzweigungen ausgehen, so entsteht die

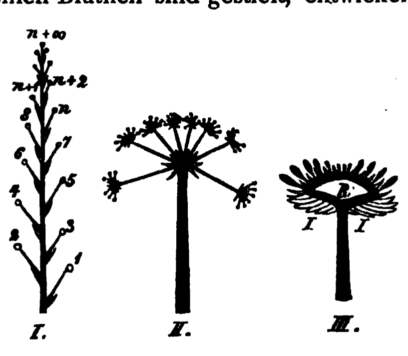


Fig. 24. (B. 158.)
Schemata monopodialer Inflorescenzen: I Racemus, 1 bis n + ∞ die Blüthen in acropetaler Reihenfolge; II Umbella composita; III Capitulum im Längsschnitt, I Involucrum, R Receptaculum.

Dolde (Umbella), deren Primäräste auf gleiche Weise verzweigt sein können und die häufig zu beobachtende Umbella composita liefern (Fig. 24 II); auch bei ihr sollen die Bracteen entwickelt sein, doch lässt sich ein Abortus derselben sehr häufig beobachten, während die Blüthenstielchen nie fehlen. Dagegen zeichnet sich das Köpfchen (Capitulum) durch sitzende Blüthen aus, und um diesen trotz der verkürzten Rhachis Platz zu gewähren, nimmt die Achse eine fleischige Structur und stark verbreiterte Form an, welche man als Blüthenboden (Receptaculum) bezeichnet (R in Fig. 24 III). Das Receptaculum ist typisch aussen von dicht in Spirale zusammengestellten Hochblättern umgeben, die insofern steril sind, als sie in ihren Achseln keine Blüthen produciren; fruchtbare Hochblätter (als Stützblätter von Blüthen) folgen erst weiter aufwärts und heissen speciell Spreublätter (Paleae) zum Unterschiede gegen die vorigen Hüllblätter, welche das Involucrum bilden (I in Fig. 24 III).

Von Beispielen aus dieser Abtheilung der Inflorescenzen lassen sich folgende als bequem sich darbietende herausgreifen: Für Racemus *Prunus Padus, Berberis, Hyacinthus;* eine Modification der Trauben entsteht noch dadurch, dass die untersten Blüthen viel längere Stiele entwickeln als die mittleren und obersten, so dass trotz der gestreckten Rhachis die Stellung der Blüthen im Raum einer Dolde ähnelt; man nennt diese eine Doldentraube (Corymbus). Die Panicula ist wie die Spica composita die normale Inflorescenz der Gramineen; eine Spica simplex ist gut entwickelt z. B. bei *Plantago.* Der Spadix findet sich am ausgezeichnetsten bei der tropisch-amerikanischen Gattung *Carludovica*, bei welcher er sogar die gereiften Früchte in eine Fleischmasse (Syncarpium) gemeinschaftlich einbettet; dasselbe findet sich selten bei den Araceen, welche zur Blüthezeit den Spadix ebenfalls ausgezeichnet zeigen, weniger ausgeprägt bei den Palmen; das weisse, tutenförmig zusammengerollte Inflorescenzblatt der *Richardia (Calla) aethiopica* mag für die Spatha als Beispiel dienen, welche bei den Palmen oft riesige Dimensionen annehmen kann. Das Amentum ist die normale männliche Inflorescenz unserer waldbildenden Laubbäume *Quercus, Fagus, Betula,* ebenso *Salix* in beiden Geschlechtern; der Strobilus ist im Fruchtzustande von *Alnus* normal entwickelt, und am bekanntesten von den Nadelhölzern (Araucariaceen), während die sogen. Zapfen der Cycadeen als Einzelblüthen zu deuten sind. Die Umbella simplex ist bei *Hedera* und anderen Araliaceen entwickelt, die U. composita bei der Mehrzahl der Umbelliferen, besonders schön z. B. bei *Archangelica.* Das Capitulum ist die normale Inflorescenz der Compositen, zeigt aber in Hinsicht auf die Involucralblätter und Paleae mannigfache Modificationen, da namentlich die letzteren in der Mehrzahl der Fälle fehlen. Auch die Bracteen der Umbelliferen sind vielfach abortirt.

b) Cymöser Typus. — Gehen wir jetzt zu den cymösen Inflorescenzen über, so haben wir zuerst einige Uebergangsformen vom vorigen Typus zu diesem kennen zu lernen, welche bei jeder morphologischen Trennung unvermeidlich sind. Es existiren Inflorescenzen, welche flüchtig betrachtet einem Racemus, einem Corymbus und einer Umbella durchaus gleichen, aber bei genauerer Betrachtung dadurch abweichen, dass die Hauptachse selbst in eine Blüthe ausläuft, und dass letztere zuerst erblüht. In diesen beiden Punkten liegen aber so wichtige Charaktere des cymösen Typus ausgesprochen und dieser Fall neigt sich dadurch so sehr dem echten sympodialen System zu, dass er unsere Aufmerksamkeit erfordert. Zur Bezeichnung wenden französische Organographen (Decaisne etc.) den Zusatz definitus an, oder nach unserer Ausdrucksweise determinatus, welcher neben der äusseren Formbezeichnung genügt. Ein vortreffliches Beispiel für einen Racemus determinatus liefert *Monotropa* (s. Fig. 4), bei der sich die Terminalblüthe (in der Figur zwischen den Blättern noch versteckt) sogar durch eine vermehrte Gliederzahl in den Cyklen der Blüthe auszeichnet.

Die echten Cymen allerdings haben schon äusserlich viel Abweichendes,

namentlich dadurch, dass die Nebenachsen die mit oder ohne Blü
Hauptachse in ihrem Wachsthum weit überflügeln, um selbst
einer sie abschliessenden Blüthe bei mehrfacher Verzweigung
überflügelt zu werden. Dies lehrt ein Blick auf Fig. 25 I u
wöhnlichsten Formen der Cymen (oder Trugdolden) im Lä
sind. Ihre Eintheilung ergiebt sich am zweckmässigsten aus d
achsen (vergl. EICHLER, l. c. pag. 34), und zwar unterscheide
mit 3 oder mehr Seitenachsen als Pleiochasien von denen
achsen (Dichasien) und mit nur je einer entwickelter Seitenachse
Die Pleiochasien lassen sich nicht im Längsriss darstellen;
Dichasium in Fig. 25 I zur Darstellung gebracht, welches alle
zum Opfer insofern völlig naturwidrig schematisirt ist, als sämmtliche Auszweigungen in der Papierebene liegend gedacht sind. Da aber diese Dichasienbildung in reicher Verzweigung bei Pflanzen mit opponirt-decussirter Blattstellung eintritt, so geht daraus hervor, dass nach der ersten Astbildung unter der Primanblüthe (nach der ersten Pseudodichotomie) die zweite in einer sich rechtwinkelig damit kreuzenden Ebene stattfinden wird, wie es z. B. viele Silenaceen und Alsinaceen zeigen. Die Aufblühfolge schreitet hier den Zahlen entsprechend vorwärts, so dass nach der einzelnen Blüthe No. 1 alsbald zwei No. 2, dann gleichzeitig vier No. 3 und endlich acht No. 4 erblühen werden, sofern der Typus keine Störungen erlitten hat. Die mannigfachste Bildung kommt bei den Monochasien vor, wo wenigstens 4 Grundtypen wiederum unterschieden werden kön
mehr oder weniger häufig in gewissen Gruppen des natürli
finden. Am einfachsten können wir dieselben zerlegen in sol
jedesmal nur einseitig hervorgehenden Auszweigungen alle in
fallen (wie es in Fig. 25 II der Fall ist, wo die Zweige sämm
ebene liegen), und in solche mit sich schneidenden V
(Fig. 25 III.); bei den ersteren nennen wir die Seitenachsen
tiven Abstammungsachse, bei den letzteren dagegen transve
Die mediane und die transversale Verzweigungsart enthält je z
dirend gebildete Typen; bei einem derselben erfolgt die ei
stets nach derselben Seite hin (z. B. nach rechts in Fig. 25 II,
abwechselnd auf einander entgegengesetzten Seiten (erst nach r
links abwärts von der Medianlinie in Fig. 25 III), und so
die vier Typen der Monochasien folgendermaassen:

Seitenachsen transversal gestellt;

Seitenachsen in dieselbe Auszweigungsrichtung fallend:
tryx);

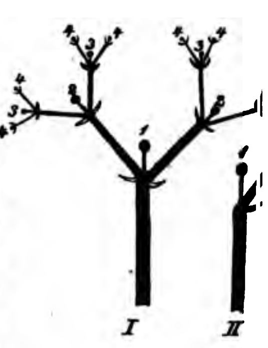


Fig.

Schemata sympodialer chasium, II. Monochasiu panium im Längriss; 1 Pr den Zahlen die Endblüth cinnus von *Strelitzia* A Inflorescensachse (Ped blüthenumfassenden Hüll Blüthe mit zugehörigem Achsel die zweite Blüthe Blatt b^2, in dessen Ach

Seitenachsen abwechselnd auf entgegengesetzte Seiten von der Medianebene fallend: Wickel (Cincinnus, Cyma scorpioïdes);

Seitenachsen median gestellt;

Seitenachsen einseitig fallend: Sichel (Drepanium);

Seitenachsen zweizeilig gestellt: Fächel (Rhipidium).

Monochasien der ersten beiden Typen sind nicht selten, kommen namentlich bei Crassulaceen und Verwandten vor; dagegen sind die beiden folgenden Typen um so seltener und können aus allgemeineren Verzweigungsgründen nur bei Monocotyledonen vorkommen, hier namentlich bei Irideen und Iuncaceen; letztere liefern die Beispiele für Drepanienbildung. Der Grund, weswegen nur monocotyledone Familien diesem Typus angehören können, liegt — kurz angedeutet — darin, dass das Vorblatt der Blüthe, aus welchem die weitere Verzweigung und axilläre Sprossbildung stattfindet, nur bei diesen eine mediane Stellung haben kann, während die meisten Pflanzen und die Dicotyledonen überhaupt die Vorblätter transversal stellen.

Auch bei den Cymen kommen Verkürzungen und fleischiges Anschwellen in der Inflorescenzachse vor, wodurch dann einige neue Typen, etwa der Umbella oder dem Capitulum entsprechend, entstehen; dieselben sind aber viel seltener als im botrytischen Typus. Fehlt die Internodienbildung an der Hauptachse und sind zugleich die gebildeten Nebenachsen verkürzt, die Blüthen also fast sitzend, so entsteht das Blüthenknäuel (Glomerulus). Wird die Inflorescenzachse aber fleischig oder breitet sie sich zu einer flachen oder convexen Scheibe aus, welche die Blüthen, in Pleiochasien rings um die Primanblüthe angeordnet, ungestielt entwickelt, so entsteht der Blüthenkuchen (Hypanthodium oder Coenanthium).

Beide sind nicht häufig; der Glomerulus mag an *Adoxa* beobachtet werden, wo er sich aus 5 Blüthen zusammensetzt, einer Primanblüthe und zwei decussirten sitzenden Seitenpaaren. Das Coenanthium der älteren Morphologie gehört wol in der Mehrzahl der Fälle unter die dorsiventralen Inflorescenzen; es kommt in der Gruppe der Urticineen mehrfach neben anderen Inflorescenzen vor und bildet die merkwürdige Inflorescenz von *Ficus*. Die sogen. Früchte der Feigen sind Fruchtstände, deren Fleischbildung in dem becherförmig sich zusammenneigenden und oben einen Porus offen lassenden Achsentheil liegt; die viel klarere Bildung bei *Dorstenia* erleichtert sehr das Verständniss.

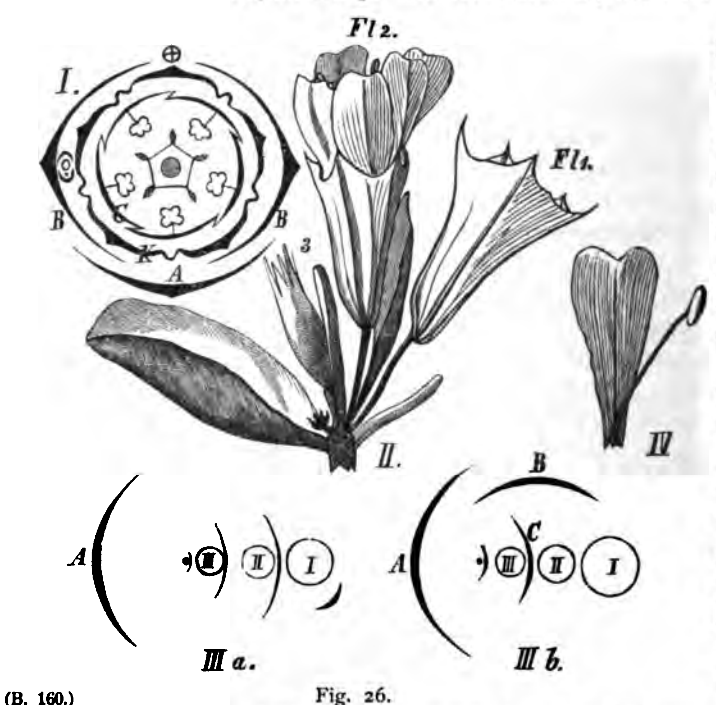
B. Dorsiventrale Inflorescenzen. — Die Darstellung der Inflorescenzen folgte bisher der früheren Anschauungsweise, die in ihrer abstracten Form auch ihre Gültigkeit behalten wird, sobald es sich nicht um bestimmte Abdrücke derselben in der Natur handelt. Die letzteren allerdings beschränken sich wohl auf eine viel geringere Zahl, als man bisher glaubte, und viele Blüthenstände, welche ehemals als zu der vorigen Abtheilung zugehörig betrachtet waren, müssen aus dieser heraus in die monopodial-dorsiventrale versetzt werden, seitdem die SACHS-GOEBEL'sche Anschauungsweise der Verzweigung dorsiventraler Sprosse (s. oben pag. 628, 629) einen neuen Ausgliederungsmodus ohne streng axilläre Verzweigung als zulässig erklärt hat. In der That stimmen viele der Cincinnen insofern nicht mit dem Schema der Sympodien überein, als die zur sicheren Deutung nothwendigen Blätter fehlen oder nicht genau an der Stelle stehen, wo sie dem Schema nach zu erwarten wären. Allein man setzte sich über diese Anomalien um so leichter hinweg, als man schon unter den normalen Trauben Fälle genug vorfand, wo wenigstens ein völliger Abortus der Hochblätter constatirt werden konnte, und man hatte in den Verschiebungen der vorhandenen ein leichtes Mittel zur Anpassung der Naturformen an die abgeleiteten Schemata für die Sympodien. GOEBEL [l. c.], der eine grosse Zahl von Inflorescenzen dieses Typus entwicklungsgeschichtlich untersucht hat, verneint z. B. für den »Wickel« von *Myosotis* [l. c. pag. 409],

überhaupt von allen Boraginaceen die sympodiale Verzw
nach ihm rein dorsiventral gebaut, und es stehen die B
oder fehlen, die Blüthen aber entspringen nur auf der Rü
cenzachse, ohne axilläre Bildung; die Unabhängigkeit und
gehörigkeit zwischen Blättern und Blüthen an solcher Inflo
wie bei der Verzweigung von *Utricularia*. Ebenso wenig s
von *Dorstenia* und *Ficus* nach ihm als cymöse zu betrac
ersteren Gattung stehen auf einer dichotomisch verzweig
die der letzteren in einem durch die Thätigkeit eines int
punktes entstandenen Bechers; Sprossungen, welche aus
Vegetationspunkten sich herleiten, zeigen dieselbe gegen i
gressive Reihenfolge. Die Acropetalie ist somit nur eine
häufigste) der allgemeinen Gültigkeit einer progressiven I
eintritt, wenn der Vegetationspunkt auf der Spitze der t
liegt.

Ebenso müssen aber nun eine Reihe von botrytisc
dorsiventral betrachtet und mit den vorigen in eine Kateg
welche bisher als »Racemi secundi« galten, d. h. als Trauben,
stiele durch Drehung einseitswendig geworden seien; so
Papilionaceen (*Vicia, Lathyrus* etc.) und Gramineen (*Na*
surus etc.) Hier aber scheint die Unterscheidung schwie
Pflanzen mit richtigen Trauben leicht eine Ablenkung
werden kann. — Es muss der Zukunft überlassen bleib
Grenze zu ziehen und bestimmte morphologische Verhaltun
ventralen Inflorescenzen aufzustellen; jedenfalls sind die
Typen und besonders die Abtheilung der cymösen Inflore
Revision zu unterziehen, um die dorsiventralen daraus
oder als Unterabtheilungen zu beiden abzusondern, und
bührenden und erst noch genauer festzustellenden Umfang

C. Gemischte Inflorescenzen. — Es sind nun noch
der gemischten Inflorescenzen kurz zu berühren, über
um so schneller hinweggehen kann, als sich in ihnen nur di
weisen finden, wie die eben einzeln betrachteten. Auch is
ganz dieselbe, und man muss in der Beschreibung oft zu
greifen, um die Doppelweise der Bildung klar zu bezeic
Petasites eine Doppelinflorescenz, in der die Hauptachse
des Racemus entwickelt, die Aeste selbst aber tragen C
Beispiele liessen sich noch viele aus derselben Familie de
Aehnlich ist es z. B. bei *Achillea*, wo die Aeste einen ausg
durch die Capitula, in welche sie auslaufen, bilden. N
Gelegenheit hervorgehoben werden, dass, wenn überhaup
charakteristische Inflorescenz ausgebildet zu sein pflegt, si
letzten Auszweigungen zu zeigen pflegt, während die von
achse zuerst gebildeten Zweige einem anderen, gewöhnlicher
So sehen wir z. B. auch vielfach Pflanzen, für die cymös
an der Hauptachse racemöse Ausgliederungen treiben,
Cymen sich charakteristisch entwickeln. So ist es
der Fall, wo wie bei *Sempervivum* die Aeste Cin

die Hauptachse erst Miene macht, in eine **Panicula** auszulaufen, während sie bei *Sempervivum* zuerst ein **Pleiochasium** und dann wahrscheinlich dorsiventral gebaute Aeste anlegt. Während man in der Regel mit der Anwendung der vorhin auseinandergesetzten Termini auskommt, so haben doch einzelne Fälle wegen der Besonderheit ihrer Form eigene Bezeichnungen erhalten; das sind vorzüglich der Thyrsus, die Anthela, der Fasciculus und die Verticillastren. Der **Thyrsus** ahmt eine Panicula nach, unterscheidet sich aber sogleich durch starr ausgestreckte Aeste, deren Spitze in normal ausgebildete Cymen, meist Dichasien, ausläuft; die Syringen liefern nebst *Sambucus* wohlbekannte Beispiele hierzu. Die **Anthela** (**Spirre** in der deutschen Terminologie) ist das Pleiochasium der Cyperaceen und Iuncaceen, in welchem oft ein complicirtes Gemisch von botrytischem und cymösen Typus, sowol an Haupt- wie Nebenachsen, herrscht.



(B. 160.) Fig. 26.

I. Diagramm von *Statice latifolia* (nach Eichler); A Bractee, BB zwei Vorblätter, in der Achsel des linken ein verkümmerter Spross; K der Kelch, C die Corolle, beide verwachsen, letztere das Androeceum angewachsen zeigend, im Centrum das aus 5 Ovarien zusammengesetzte Gynäceum. — II—IV *Armeria vulgaris*; II Bostryx aus dem Fasciculus losgelöst, vergrössert, Fl 1—3 Primanblüthe etc.; IIIa und IIIb Grundriss zweier (durch Druck etwas verschobener) Schraubeln, A Bractee derselben, I—III Blüthen, B Vorblatt von I und Deckblatt zu II etc. — IV ein einzelnes Petalum mit angewachsenem Stamen.

Der **Fasciculus** sieht einem Capitulum ungemein ähnlich, weicht von demselben aber durch eine scheinbare Unordnung in der Aufblühfolge auch schon äusserlich ab. Während aussen Involucralblätter um das verdickte Receptaculum angeordnet sind, besteht die Gesammtmasse der Blüthen nicht aus regelmässig acropetal angeordneten und centripetal erblühenden Blumen, sondern aus einer grossen Zahl von armblüthigen **Schraubeln**, wie die Figur 26 aus der Inflorescenz von *Armeria* erläutert (II). Die verwandte Gattung *Statice* weist nicht solche Fasciceln auf, sondern zeigt die Blüthen selbst oft nur einzeln stehend (Fig. 26 I); aber man sieht die Anlage zu dem Blüthenschraubel in der Achsel eines der Vorblätter, welche bei *Statice* paarig angeordnet sind, einander opponirt und transversal zum Deckblatt stehen. Bei *Armeria* ist hingegen eins der Vorblätter verkümmert, und das andere enthält in seiner Achsel eine Weiterverzweigung der Inflorescenz, wobei dann durch den gegenseitigen Druck der Knäuel im Köpfchen solche für die Dicotyledonen anomale

Stellungen auftreten können, wie Fig. 26 IIIa und IIIb zeigen, in denen die Blüthenstellung selbst eher einem Drepanium als Bostryx entspricht.

Die Verticillastren sind bekannt als typische Inflorescenz der Labiaten; die Hauptachse besitzt bei diesen opponirt-decussirte Blätter und entwickelt in den oberen Achseln derselben reich verzweigte Cymen (zuerst dichasisch angeordnet), in denen die Blüthenstiele oft verkürzt bleiben, so dass auch hier eine Art von Knäuel entsteht. Die axillären Inflorescenzen entwickeln sich nacheinander, also acropetal, die Blüthen in jeder aber nach der Aufblühfolge der Cyma, und so blühen viele Quirle gleichzeitig, sofern die Verzweigung der axillären Cymen eine reiche ist. Wo (wie z. B. bei *Scutellaria)* die axillären Zweige in eine einzelne Blüthe auslaufen, entsteht aus dieser gemischten Inflorescenz wiederum der normal botrytische Typus, oder es wird sogar die Inflorescenz in einzelne achselständige Blüthen aufgelöst. —

Kapitel 2.

Allgemeiner Aufbau der Blüthe.

Morphologischer Begriff der Blüthe. — Es ist merkwürdig, dass bei der Schwierigkeit, der Definition morphologischer Begriffe nicht einmal der zunächst so scharf hervortretende Begriff der Blüthe einer scharfen Begriffsbestimmung fähig ist; wenigstens nicht in Bezug darauf, was wir als Einzelblüthe und was als Inflorescenz auffassen sollen, in allen Fällen. Die physiologische Erklärung geht immer sicher; sobald man irgendwo ein Sexualorgan durch seine Eigenschaften erkennen und durch das Experiment seine Wirkungsweise erproben kann, ist das unzweideutige Entscheidungsmittel gegeben. Auch die morphologische Erklärung geht sicher da, wo die selbstständige Sprossnatur der zur Sexualbildung verwendeten Achse mit Phyllomen klar hervortritt, wie z. B. in Fig. 16, überhaupt da, wo

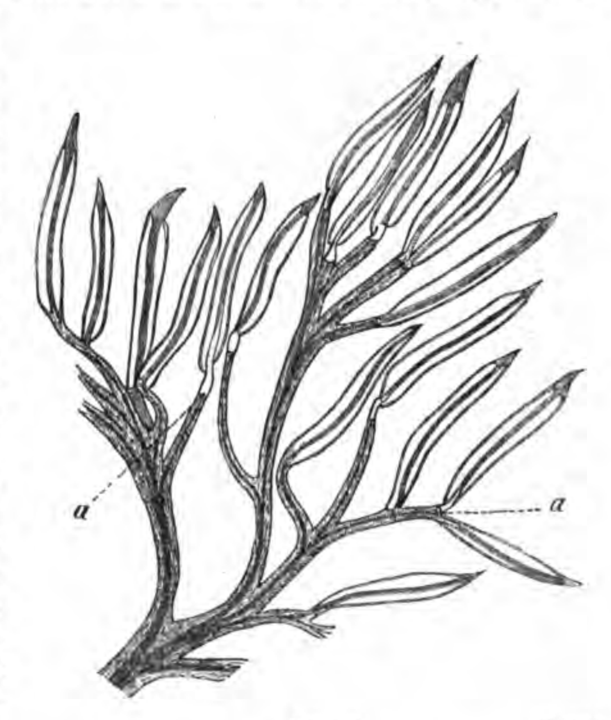


Fig. 27. (B. 161.)

Stück des Spadix von *Pandanus utilis*, BORY, (vierfach vergr.); es ist die letzte Ausgliederung des sehr reich verzweigten männlichen Spadix mit zahlreichen Staminen, deren sehr kurze Filamente bei a schwach gegliedert sind, die linearen Antheren (vom spitzen Connectiv überragt) noch geschlossen.

ein einheitliches und vollständiges Perianthium oder gar vollständige Organentwicklung vorhanden ist.

Betrachten wir aber z. B. die Blüthe eines männlichen *Pandanus*, so sieht man den grossen und mächtigen Spadix sich in immer kleinere Auszweigungen zertheilen und auf den letzten (Fig. 27) sitzen einzelne Staminen, die ihr Filament kaum deutlich von dem sie producirenden Spross abgliedern (a, Fig. 27); von Perianthiumblättern ist keine Spur, die Spathen bekleiden nur die unteren, stärkeren Inflorescenzäste. Der Begriff der Blüthe beschränkt sich hier mit Nothwendigkeit auf ein einzelnes Stamen, aber da dieses terminal steht, so fällt damit die bisherige morphologische Gliederung und Definition der Staminen als Phyllome fort; denn die vegetative Region (aus welcher wir unsere Normal-Begriffe schöpfen) kennt keine terminale Blätter. Dennoch aber ist das Stamen nicht etwa in seiner Natur verändert; es gleicht vielmehr trotz seiner terminalen Stellung und trotz seiner Entwicklung als Caulom einem gewöhnlichen, lateralen Stamen verwandter Pflanzen durchaus. — Eine ähnliche Schwierigkeit entsteht bei *Euphorbia*, wo sogar der erste oberflächliche Anschein dafür spricht, dass eine normale Blüthenbildung stattgefunden hätte; (vergl. WARMING, Le Cyathium de l'Euphorbia etc., Copenhagen 1871; und Ueber Pollen bildende Caulome und Phyllome, Bonn 1873). Diese grosse Gattung bildet nämlich complicirt zusammengesetzte und in ihrer dichten Gedrängtheit echten (einfachen) Blüthen ähnliche Inflorescenzen aus, etwa wie die Capitula der Compositen auf den Nichtkenner gleichfalls den Eindruck einer einzelnen Blüthe machen; in der Mitte steht eine nackte, kurz gestielte weibliche Blüthe, und um sie herum vier oder fünf Cincinnen nackter männlicher Blüthen, deren jede auf einem zarten, von einer wimperähnlichen Bractee gestützten Stielchen steht und selbst nur aus einem terminalen Stamen besteht, dessen Filament von dem Stielchen durch eine Articulation getrennt ist (s. Fig. 33, VI., wo von dem Stiel der männlichen Blüthe nur noch die Spitze ohne Bractee, das Stamen aber vollständig gezeichnet ist). Die centrale weibliche und die vielblüthigen Cincinnen der männlichen Blüthen sind von Hypsophyllen so umschlossen, dass letztere, fast immer corollinisch gefärbt, der gesammten sympodialen Inflorescenz erst recht den Stempel einer einheitlichen Blüthe aufdrücken, was auch noch immer von einigen gegnerischen Botanikern, wiewol irrthümlich, behauptet wird.

Terminale Staminalbildung. — Auch hier haben wir also ein Pollen bildendes Caulom, dessen Entwicklungsgeschichte von WARMING u. A. genau untersucht, darüber keinen Zweifel lässt, dass es sich nach unseren früheren Auseinandersetzungen so verhält. Es hat nun diese Thatsache zu einem heftigen Streite geführt, indem der entwicklungsgeschichtliche Befund von denjenigen umgedeutet werden sollte, welche die unveränderte Phyllomnatur der Staminen zu erhalten wünschen (vergl. u. A. EICHLER, l. c. vol. I, pag. 47). Allein es kann nach Allem, was schon bei Betrachtung der Vegetationsorgane über die Freiheit der Bildung, die Energie der Lebenserhaltung und die Fähigkeit verschiedener Pflanzen, dasselbe mit verschiedenen Mitteln zu erreichen, gesagt worden ist, kaum Wunder nehmen, wenn an den Blüthensprossen eine der verstärkten und bis zum Verschwinden der ursprünglichen Form um sich greifenden »Metamorphose« der Caulome und Phyllome entsprechende ungewohnte Sprossbildung auftritt. Es lässt sich sogar aus den Anschauungen, welche von SCHWENDENER über das mechanische Princip in den Stellungsgesetzen aufgebracht sind, herleiten, dass naturgemäss ein Stamen sich terminal stellen muss, wenn eine dicline Blüthe nur ein einziges ausbildet. Warum die Einzahl ausgebildet wird oder werden

soll, ist eine müssige Frage; genug, dass es so ist; aber
andere Richtung als die terminale soll das Stamen einnel
die Achse durch dasselbe abgeschlossen; es ist auch n
selbst, die den Pollen bildet, sondern ein von der Achse
abgetrenntes physiologisches Organ. Man hat sich daran
logie nach den Stellungsverhältnissen in erster Linie abzu
nicht vergessen, dass die Natur selbst diese primäre Eint
natürlich letztere auch zu sein scheint; wäre sie völlig
nicht zu Streitfragen führen, die nur dadurch gelöst wer
einfach erklärt, man habe es mit einer Ausnahme des gewo
Verhaltens an einem physiologisch unveränderlich function
und daher über den morphologischen Principien erhaben

Undeutliche Sonderung der Einzelblüthen. –
die Begriffserklärung der Blüthe nicht an und für sich sch
Anzeichen gab für das Zusammentreten der Einzelblüthe
giebt Familien, in denen die Untersuchung darüber auf g
stösst, namentlich wenn dicline und achlamydeïsche
schlechtern untermischt nebeneinander regelmässige Inflor
dass man aus den männlichen und weiblichen Organen a
construiren könnte. Dies ist z. B. der Fall bei einigen Cy
bei *Cyclanthus* selbst, und Aehnliches zeigen auch einige
zu Stande kommen kann, mag an einem Beispiele erört
sich keiner zweifelhaften Deutung unterworfen ist.

Fig. 28 zeigt die Inflorescenz einer Aracee, dadurch
das Hochblatt derselben, die Spatha, mit der Verlängerung der Hauptachse, hier zum Spadix ausgebildet, so innig verwachsen ist, dass die Blüthen auf dem Medianus eines terminalen Blattes zu entspringen scheinen; doch zeigt die Gliederung des Blattes bei a deutlich die Stelle, wo das letztere seitlich inserirt ist.



Fig
Inflorescenz und Blüthenbil
spatha, SCHOTT (nach PEYR
dix mit angewachsener Sp
Reihen neben einander e
♀ Blüthe neben einander; S
nen ein Synandrium bilden.
Staminodien umg

Die Blüthen zeigen keinerlei Perianthium, sondern nur Sexualorgane, beiderlei eng zusammen gestellt, so dass man auf flüchtiges Betrachten hin geneigt sein könnte, dieselben zu monoclinen Blüthen vereinigen zu wollen. Aber nicht allein weichen die Staminen so von der gewöhnlichen Form ab, dass man sie als durch Verwachsung aus mehreren entstanden und je ein Synandrium (s. unten) bildend erkennt, sondern das Gynaeceum hat noch in einem Cyklus angeordnete Knöp
herum stehend, und diese zeigen sogleich den Typus der

Wirtel dreier abortirter Staminen an. In vielen ähnlichen Fällen ist aber die Unterscheidung der Einzelblüthen schwieriger; auch giebt es einige Familien, für welche je nach der morphologischen Ansicht des betreffenden Autors die Erklärung verschieden ausfallen kann, wie z. B. bei den Zapfen der Coniferen vor den Untersuchungen STENZEL's (s. unten) darüber.

Vor- und Deckblätter. — Die Hypsophyllen in der Blüthenregion zerfallen in zwei Hauptklassen, sofern sie den Blüthenstielen zur Stütze dienen (Tragblätter, Deckblätter, Bracteen), oder an den Stielen dem Perianthium oder den Sexualorganen in der acropetalen Entwicklung voraufgehen (Vorblätter, Prophyllen). Oft fallen beide Begriffe für eine und dieselbe Sprossung zusammen, indem das Vorblatt einer tiefer stehenden Blüthe zugleich zum Deckblatt einer höheren wird, wie es z. B. Fig, 25 III. zeigt. Im Allgemeinen unterscheiden sich die Mono- und Dicotyledonen (die Gymnospermen kommen zunächst nicht in Betracht) dadurch, dass erstere ein adossirtes, d. h. ein median stehendes und mit der Rückenfläche der Abstammungsachse seines Sprosses zugewendetes Vorblatt haben, letztere dagegen zwei transversale.

Das adossirte Vorblatt der Monocotyledonen wird durch den Druck der Abstammungsachse zweikielig und gleicht dann einem aus zwei in einem Rande verwachsenen Blättern, weil sogar die 2 Nerven nur unten im Grunde, und selbst dort nicht immer, zusammenstossen, sonst aber unter einander parallel in zwei Spitzen auslaufen, während die morphologische Medianlinie des Blattes nervenfrei bleibt. Bei den Gramineen ist dieses zweikielige Vorblatt als letztes der sogen. Spelzen sehr gut ausgebildet und dort unter dem Namen der oberen (resp. der einzigen) Palea bekannt; hier kann der Zerfall beider, mit je einem Nerven ausgerüsteten Theile so weit gehen, dass die in der Mitte zerreissende Palea aus zwei völlig getrennten Stücken besteht und den Anschein von zwei Vorblättern zu vollenden scheint, obgleich er auf Täuschung beruht; dies ist namentlich der Fall bei der süd-amerikanischen Gattung *Diachyrium*, die davon den Namen trägt [GRISEBACH, Plantae Lorentzianae, Tab. II]. Die Spadicifloren (Palmen, Cyclanthaceen etc.) zeigen das adossirte Vorblatt in vollendeter Grösse und liefern viele instructive Beispiele dafür.

Die zwei transversalen Vorblätter der Dicotyledonen fehlen häufiger als sie vorhanden sind; ihre regelmässige Stellung zeigt das Diagramm I in Fig. 26 (B, B). Die Ericaceen und Verwandte liefern bequeme Beispiele, um sie zu sondiren; nicht selten übertreffen sie dort den Kelch an Grösse.

Acropetale Entwicklung der Phyllome, deren Stellung zur Achse. — Es ist Regel, dass die acropetale Entwicklung, soweit sie sich in dem regelmässigen Verlauf einer »genetischen« (s. oben pag. 619) Spirallinie oder in der regelmässigen Aufeinanderfolge decussirter Cyklen zu erkennen giebt, in den Blüthen von den Vorblättern zu den Perianthiumblättern hin und so fort regelmässig weitergeht; viele Ausnahmen finden sich allerdings scheinbar vor, da aber alsdann meistens irgend eins der zu erwartenden Phyllome oder mehrere fehlen, so kann man aus unregelmässigen Stellungsverhältnissen Rückschlüsse auf deren Abortus machen; bei vielen Dicotyledonen erkennt man auf diese Weise die in der Stellung mitwirkenden, in Wahrheit aber nicht sichtbaren Vorblätter.

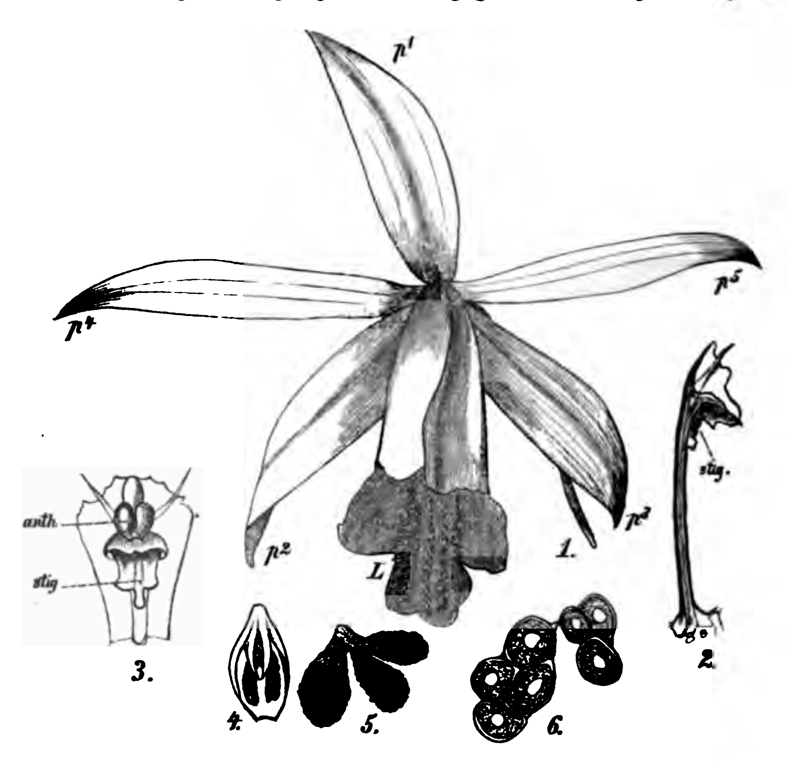
Um die Stellungsverhältnisse ein- für allemal präcis bezeichnen zu können, orientirt man die Blüthen stets so, dass man ihre Abstammungsachse nach hinten, sie selbst nach vorn verdreht; in Figuren stellt man die Abstammungsachse (in Diagrammen oft durch einen Kreis mit eingesetztem Kreuz ausgedrückt) in der Regel nach oben, die Blüthe selbst darunter, deren Bractee zu unterst, wie es Fig. 26 I zeigt. Man bezeichnet darnach alles bei der Blüthe der Achse Zugewendete als hinten, das der Bractee Zugewendete als vorn. Geht die Spirale vom letzten (transversalen) Vorblatt nach hinten herum zum ersten Perianthiumblatt der Blüthe selbst, so nennt man dieselbe hintenumläufig (opisthodrom), geht sie vorn herum, vornumläufig (emprosthodrom). Doch liegt in dem letzteren Verhalten kein wichtiges morpholo-

gisches Princip ausgedrückt, da die Blüthen mancher Phanerogamen in derselben Inflorescenz darin wechseln können. — Gleich hier sei ein anderer, vielfach in Gebrauch gekommener Ausdruck erklärt: ist die Aufeinanderfolge, zumal die beobachtete Deckung, der Blüthenphyllome von blattartiger Natur so, wie es die acropetale mit derselben Divergenz oder mit gesetzmässiger »Prosenthese« fortschreitende Entwicklung verlangt, so nennt man die Deckung eutopisch, im entgegengesetzten Falle metatopisch.

Alle diese Verhältnisse drückt man am deutlichsten und einfachsten im Grundrisse der Blüthen aus, im Diagramm (vergl. Fig. 16). Dasselbe wird entworfen wie der Grundriss der Blattspirale in Fig. 6, hergeleitet aus dem thatsächlichen Bestande Fig. 7; stets bedeuten die äusseren Phyllome die in der acropetalen Entwicklung früheren, die tiefer stehenden; die Achsenspitze wird in das Centrum eines regelmässig gebauten Diagramms gesetzt. Das Diagramm ist nicht im Stande, alle die vielfachen Verschiedenheiten auszudrücken, welche in der Phanerogamenblüthe vorkommen, da Alles, was die Verticalprojection zeigt, in ihm nicht zur Darstellung gelangt; es muss daher das Diagramm, wo es erforderlich ist, durch einen Blüthenaufriss, gewöhnlich einen medianen Längsschnitt, ergänzt werden; aber durch beide zusammen ist der Aufbau einer Blüthe in seinen gröberen Stücken besser gekennzeichnet, als durch eine lang ausgeführte Beschreibung, zumal da die Inflorescenzverhältnisse auf dieselbe Weise zur klaren Darstellung gelangen. Die diagrammatische Darstellung insbesondere erfreut sich einer grossen Beliebtheit und wird mit Recht sogar noch typischen, künstlerisch vollendeten und naturgetreuen Abbildungen vorgezogen, weil diese nur die unerklärte Natur, die Diagramme aber die botanische Erklärung derselben liefern. Der Nutzen von Diagramm zum Längsriss verhält sich etwa wie die Anwendung von Quer- zu der von Längsschnitten in der Phytoanatomie; auch da ist aus bekannten Gründen die Anwendung der Querschnitte die häufigere, ohne allein auszureichen. Die diagrammatische Darstellung der Phanerogamen ist kürzlich ebenso ausgezeichnet wie umfassend von Eichler [l. c.] vorgenommen. — Trotz der vielfachen Anwendungen, die man davon schon gemacht hat, sind die diagrammatischen Darstellungen doch noch Verbesserungen bedürftig und fähig, z. B. in der Unterscheidung zwischen ober- und unterständigem Germen, der Placentation etc.; es muss das Bestreben sein, in die Diagramme möglichst viel von den alsbald hier näher auseinander zu setzenden Grundverschiedenheiten der Blüthe hineinzulegen.

Actinomorphismus und Zygomorphismus. — Zu den auffälligsten alle Cyklen berührenden Verschiedenheiten im Grundplan der Blüthen, welche uns jetzt zu betrachten obliegt, ehe wir zu der speciellen Betrachtung ihrer einzelnen Cyklen schreiten, gehören die Symmetrieverhältnisse; sie bilden aus den Blüthen zwei ungleich grosse Gruppen, indem die Mehrzahl derselben radiär gebaut ist, d. h. so, dass eine um ihren Blüthenstiel als Verticalaxe gedrehte Blüthe nach keiner Richtung hin eine bemerkenswerthe Bevorzugung oder Benachtheiligung zeigt, während eine geringere Zahl bilateral-symmetrisch angeordnete Sprossungen zeigt. Wir nennen die ersteren Blüthen actinomorph, die letzteren zygomorph; bei fast allen zygomorphen Blüthen ist die Medianebene derselben zugleich die durch die Abstammungsachse gelegte, so dass eine Blüthe von vorn betrachtet die grössten Gegensätze bei Vergleichung der vorderen und hinteren Partien, dagegen spiegelbildliche Gleichheit bei Vergleichung der rechten und linken Hälften zeigt; sehr wenige Blüthen sind, im Gegensatz zu dieser median-zygomorphen, lateral-zygomorph (gewisse Fumariaceen z. B.), d. h. sie zeigen die Differenzen im Baue rechts und links. Sehr schöne Beispiele für median-zygomorphe Blüthen liefern die natürlichen Familien der Papilionaceen, Labiaten, Orchideen, und aus den letzteren ist die erläuternde Fig. 29 gewählt. Die Blüthe Fig. 16 stimmt in vielen Stücken mit dieser überein, aber in den Symmetrieverhältnissen nicht, und so lassen sich beide gut neben einander stellen, um die Art und Weise des Actimorphismus und Zygomorphismus zu erklären. In Fig. 29 zeigen die drei äusseren Perianthiumblätter schon

Abweichungen vom normalen Divergenzwinkel, indem derselbe zwischen p^1 und p^2, ebenso zwischen p^1 und p^3 grösser, hingegen zwischen p^2 und p^3 kleiner



(B. 163.) Fig. 29.

Zygomorphe Blüthe von *Coelogyne Lagenaria*, LINDL, nebst Analyse der Sexualorgane. 1. Blüthe von vorn gesehen, das unterständige Germen fast verdeckt durch das Perianthium, stielartig, p^1—p^3 die drei äusseren, p^4 und p^5 und L die drei inneren Perianthiumblätter, L das Labellum mit nach vorn gerichteten Stachelreihen. 2. Das Gynostemium (die verwachsenen männlichen und weiblichen Sexualorgane) im Längsschnitt; stig. das Stigma; die Anthere fehlt; 1 und 2 in natürlicher Grösse. — 3. Die Spitze des Gynostemiums von vorn gesehen, vergrössert, Anthere und Stigma zeigend. 4. Losgelöste Anthere, 5. deren Pollinarium, 6. deren Pollentetraden bei starker Vergrösserung.

ist als 120°; (da die Figur genau nach der Natur projicirt ist, so dient das Habitusbild zugleich an Stelle des Diagramms); noch grösser ist die Winkeldifferenz bei den inneren Perianthiumblättern, da die einander ähnlichen p^4 und p^5 fast einen gestreckten Winkel bilden und L mit jedem der vorigen fast nur einen rechten. Das letztgenannte Blatt L aber weicht auch in Form und Grösse von allen vorherigen bedeutend ab, führt auch in der speciellen Morphologie der Orchideen einen eigenen Namen (Labellum), und steht meistens median nach vorn, während eins der äusseren Perianthiumblätter (p^1) median nach hinten gerichtet ist und sich der Abstammungsachse zuwendet. Diese Orientirung ist bei den zygomorphen Blüthen von grosser Bedeutung und darf niemals übersehen werden; man bezeichnet das einzelne, sich nach vorn oder hinten median richtende Blatt als das unpaare eines Kreises, während die übrigen paarig gleichmässig rechts und links vertheilt sind. Hierdurch wird auch der Ausdruck »zygomorph« erklärlich; man sieht, dass es in derartig gebauten Blüthen nur eine einzige Ebene

giebt, welche die Blüthen so theilt, dass zwei spiegelbildl
den Schnitt gewonnen werden; diese Ebene ist in Fig.
nerven von p[1] und L, zugleich mitten durch Germen u
gelegte. — Weiter erstreckt sich der Unterschied auch
organe, die allerdings bei den Orchideen einen beso
besitzen und untereinander zu einer Säule verwachsen
Blüthe, Fig. 16, sehen wir 6 Staminen und 3 Stigmen,
je eins, und zwar sind dieselben wiederum so gerichtet, c
mediane Theilungsebene auch sie in ihrer Mittellinie h

Die Wichtigkeit dieser Symmetrieverhältnisse in der Blüthe
Systematikern die Aufmerksamkeit auf sich gelenkt, und man hatte
leicht fassliche Charaktere gebildet. Die alte LINNÉische Terminologi
Blüthen als regelmässig (Flores regulares), die zygomorph
Ausdruck schlecht gewählt erschien — denn die Regelmässigkeit
morphen Blüthen nicht — so griff man später lieber zu dem A
»unsymmetrische« Blüthen, der aber insofern geradezu fehlerha
bei den »unsymmetrisch« genannten (den zygomorphen) Blüthen a
ist der von mir gleichfalls adoptirte und angewendete Ausdruck je
den Blüthenformeln drückt man den Actinomorphismus durch das
mus durch (↓), oder wenn er nicht median, sondern lateral ist, c

Die als Beispiel gewählte zygomorphe Blüthe ist
reich, dass sie den Unterschied in der Einwirkung des
Perianthium und die Sexualorgane zeigt: in der Regel n
des ersteren in ihrer Zahl unverändert gelassen, aber
der Stärke der Ausbildung zum Abweichen veranlasst
erleiden — wenn überhaupt der Zygomorphismus sich
meistens Verluste in ihrer Zahl, es werden gewisse unte
Abortus, der nicht einmal eine Spur hinterlässt. Doc
Blüthen auch die Richtungsverhältnisse der Staminen u
(z. B. bei den Papilionaceen), und besonders ist zu be
phen Blüthen nicht immer alle vorhandenen Cyklen b
ordnung zeigen müssen. Das Perianthium zeigt sie am
kann gleichfalls einige seiner typisch angelegten Phyll
so in ungewohnten Zahlenverhältnissen auftreten, we
zeichen des Zygomorphismus liefern; das Androeceum
Blüthen nicht selten ganz ungeändert, zeigt höchsten
Richtung seine Neigung zum Zygomorphismus an (wie a
Amaryllis), während es auch in seltenen Fällen zygom
ohne deutlichen Zygomorphismus des Perianthiums. Da
zug auf seine Symmetrieverhältnisse am wenigsten und a
macht nur häufig die Richtungsänderung der Staminen
und *Pyrola rotundifolia*); dagegen weicht es in der Zah
von der in den übrigen Cyklen herrschenden ab, d
weichungen überhaupt gar nicht als Zygomorphismus
Orientirung auf die Medianebene der Blüthe macht übri
nach Möglichkeit mit, wovon die Stellung des Stigma
(Fig. 29, 3) und die Stellung des zweifächerigen Gen
ferner die des einfächerigen in den Papilionaceen die l
liefern.

Gleichzähligkeit alternirender Cyklen. — S

fach einen zweiten sehr wesentlichen Punkt in dem Aufbau der Blüthen berührt, die Zahlenverhältnisse oder ihren Numerus. In normalen Fällen bleibt in den aufeinander folgenden Cyklen derselbe Numerus erhalten, und nur das Gynaeceum macht hier die eben erwähnte grosse Ausnahme; besitzt dagegen das Perianthium mehrere Kreise, so herrschen in diesen immer dieselben Zahlen; auch pflegen sie sich unverändert auf die Androeceal-Cyklen zu übertragen, sofern nicht scheinbare Ausnahmen durch Abortus oder durch Chorise (s. unter Blattstellungen, pag. 623) bewirkt werden. Ein jeder auf einen vorhergegangenen Cyklus folgende gehorcht dann zugleich dem Gesetz der Alternanz, d. h. es stellen sich seine Glieder in die von dem vorigen übrig gelassenen grössten Lücken. Mit dieser Alternanz erfahren wir nichts Neues; auch in der Laubregion war sie Regel, sobald Cyklen von kleiner, aber constanter Zahl vorhanden waren, so namentlich bei den opponirt-decussirten Blättern. Genau der Fall, den wir mit dem letzteren Namen in der vegetativen Region belegten, findet sich auch in den Blüthen und zumal im Perianthium; da hier die constant in jedem Cyklus wiederkehrende Zahl 2 ist, so nennt man diese Blüthen dimer, bei constanter Dreizahl trimer, bei 4 tetramer, bei 5 pentamer; es giebt auch noch höhere Zahlen, welche constant in allen Cyklen wiederkehren: die Sechszahl ist noch nicht selten, Siebenzahl ist z. B. häufig neben der vorigen bei *Trientalis* und zeigt die Constanz in jeder Blüthe, da der Numerus in den Kelchblättern zugleich maassgebend ist für den der Petalen, Staminen und bei der Fruchtreife sich bildenden Klappen; bei *Sempervivum* lassen sich Zahlen bis zu 20 herauf und vielleicht noch mehr als Numeri beobachten. Aber die Mehrzahl der Gewächse hält sich in den Zahlen zwischen 2 und 5, von diesen wiederum die grössere Menge an 3 (Monokotyledonen) und 5 (seltener 4) (bei Dikotyledonen), und die über 5 liegenden Zahlen, welche Perianthium und Staminen oft zeigen, setzen sich häufiger aus einer Mehrzahl von Cyklen mit niederem Numerus zusammen.

So ist z. B. die Sechszahl der Perianthiumblätter in der Blüthe von *Hymenocallis* (Fig. 16), ebenso die der Staminen daselbst, und auch die in dem zygomorphen Perianthium der *Coelogyne* (Fig. 29) zusammengesetzt aus zwei alternirenden trimeren Cyklen, weshalb ich auch stets von einem äusseren und inneren Kreise derselben gesprochen und in der Figur erklärt habe. Die zahlreichen Staminen mancher Blüthen, z. B. der Obstbäume und Kirschen, erklären sich aus sehr oft wiederkehrenden Pentacyklen, doch kommt bei ihnen noch eine Chorise häufig hinzu, welche die Zahl der Sprossungen an dem für ein einzelnes Glied bestimmten Orte vervielfältigt.

Opponirte Cyklen. — Die eben kurz besprochene Regel der Alternanz in den gleichzählig auf einander folgenden Cyklen entspricht in allem den Erwartungen, die man aus der Blattstellungslehre mitbringen muss; allein auch sie ist nicht ohne erhebliche Ausnahmen. Man bezeichnet alsdann die betreffenden Phyllomcyklen als superponirt, betrifft es die Nicht-Alternanz der Staminen mit dem vorhergegangenen Perianthiumcyklus, als opponirt. Diese, der Zahl regelmässiger Fälle gegenüber allerdings immerhin seltenen Ausnahmen bilden für gewisse Familien ausgezeichnete Merkmale; so haben die Rhamnaceen und Vitaceen, die Primulaceen und Plumbaginaceen solche »Stamina opposita« (vergl. Fig. 26 IV, wo ein, dem Medianus des Petalums unten angewachsenes Stamen abgebildet ist), und es sind viele Versuche gemacht worden, diese Anomalie zu erklären [vergl. PFEFFER, Blüthenentwicklung der Primulaceen und Ampelideen in PRINGSH. Jahrb. f. wiss. Bot. VIII. pag. 194]. Die schwierigen Fälle haben sich in neuerer Zeit noch durch die Entdeckung der obdiplostemonen Blüthen vermehrt; es giebt nämlich eine

Reihe von Familien, in denen auf einen inneren Perianthium- (resp. Corollen-) Cyklus zwei Staminalcyklen folgen, von denen nach allen Regeln der eine mit demselben alternirt, der zweite demselben opponirt ist; dieser zweite muss der Regel nach der innere sein und seine Alternanz mit dem äusseren (ersten) Staminalcyklus bewahren, dann ist das Gesetz der Alternanz vollständig inne gehalten; solche Blüthen nennt man diplostemone. Nun ist aber bei vielen (z. B. Crassulaceen und Geraniaceen) der äussere der beiden Staminalcyklen den Petalen opponirt, und solche Blüthen nennt man obdiplostemon.

Eine allseitig befriedigende Erklärung dieses Verhaltens ist bis jetzt noch nicht geliefert worden; Theorien sind mehrere möglich, die alle etwas Wahrscheinliches für sich haben, aber deren Auseinandersetzung der Kennerschaft der betreffenden Familien bedarf, da jede solche Erklärung auf Grund umfassender Vergleichung unter Berücksichtigung der Entwicklungsgeschichte allein Vertrauen erwecken kann. Es genüge daher anzugeben, dass man die Erklärung entweder in dem völligen Abortus eines dritten Staminalcyklus in den obdiplostemonen, oder eines zweiten Cyklus in den Blüthen mit der Corolle opponirten Staminen suchen kann, oder aber für den ersten Fall in der nachträglichen Einschaltung eines opponirten Cyklus zwischen die in normaler Alternanz aufgebauten schon vorhandenen.

Echt cyklische und spiralige Anordnung der Phyllome. — Es ist im Vorhergehenden die Bezeichnung »Cyklus« stets so von den einheitlich übereinander auftretenden Phyllomen (Perianthium und Sexualphyllomen) gebraucht worden, als wenn dieselben wirklich stets cyklisch auftreten, d. h. als wenn ihre Glieder in einer und derselben Durchschnittsebene des Torus inserirt ständen; denn so haben wir bekanntlich den Begriff »Cyklus« zuerst in der Blattstellungslehre gefasst, da wir für die übereinander in gleichen Zahlen wiederkehrenden einzelnen Phyllome nach Spiralen angeordnet den Namen »Complexe« anwenden wollten. Es ist nun nachzuholen, dass die Blüthenphyllome häufiger als Complexe wie als echte Cyklen angeordnet sind, mit anderen Worten, dass sie häufiger eine fortlaufende Spirallinie erkennen lassen als nicht. Man benennt darnach die Blüthen auf zwei Weisen, nämlich die spiralig gebildeten aphanocyklisch, die übrigen cyklisch geordnet. Obgleich in diesem Unterschiede wichtige Familiencharaktere verborgen liegen, so versteht es sich doch aus der Blüthenbildung von selbst, dass sowol diese Unterschiede nicht sehr zu Tage treten, als auch dass sie durch zahlreiche Uebergänge verwischt sind. Stets wird der Unterschied zwischen Petalen und Staminen als ein Sprung erscheinen, wie der zwischen letzteren und Ovarien, gleichgültig ob die Petalen, Staminen und Ovarien scharf gesonderte Cyklen darstellen oder ob sie in einer, durch alle gleichmässig fortlaufend construirbaren Spirallinie verbunden auftreten, man wird hier zunächst nicht die Verbindung im Auge haben. Nur zuweilen kann es ein hohes Interesse gewähren zu sehen, wie mit der fortschreitenden Spirallinie eine allmähliche Zunahme der Metamorphose zu Sexualorganen sichtbar wird; als ein solches Beispiel ist *Nymphaea* berühmt, in der die Petalen, in grosser Zahl spiralig angeordnet, ganz allmählich in die Staminen übergehen, so dass in der That von einem Sprunge nicht die Rede sein kann. Und etwas Aehnliches zeigen die Cactaceen, indem sie von den untersten grünen Sepalen hin eine allmähliche Grössenzunahme und schönere Färbung in den Perianthiumblättern zeigen und dadurch die scharfe Grenze zwischen Calyx und Corolle verwischen.

Aber solche Fälle sind nur selten, und die in der Laubregion so sichere

Unterscheidung spiraliger und cyklischer Systeme verliert in der Blüthe ihre sichere Basis. Denn einmal bringt es die aussergewöhnliche Stauchung des Torus mit sich, dass die Complexe, in welche die Gesammtspirale zerfällt, in sehr hohem Maasse genähert sind und dass ihr Ansteigen am Torus ein sehr langsames und oft von der horizontalen Nebeneinanderstellung kaum oder gar nicht unterscheidbares ist; zweitens aber gehen im Torus selbst nach der Anlage der einzelnen Blüthenphyllome noch bedeutende Veränderungen vor sich, indem gewisse Theile (namentlich die mit dem Gynaeceum direkt zusammenhängenden) nachträglich stark auswachsen, und so werden die an und für sich schon an Verschiedenheit geringen Insertionshöhen dadurch noch mehr ausgeglichen; die thatsächlich vorhandenen Spiralwindungen gewähren daher das Bild von Cyklen, und dies hat mir Veranlassung gegeben, die Sprossungen gleicher Functionen als »Cyklen« zu bezeichnen, wenn sie nur eine nahezu gleiche Insertionshöhe am Blüthentorus haben. In unzweideutigen Fällen, wie bei *Nymphaea*, würde es allerdings unstatthaft sein, diese Bezeichnung anzuwenden; dort tritt dann der Ausdruck »Complex« wieder vollgültig ein, wenn überhaupt ein Ausdruck dafür nöthig ist, der nicht durch die Function gegeben wäre (z. B. »Corolle«). — Endlich ist auch der Ausspruch SCHWENDENER's [Mech. Theor. d. Blattstell., pag. 120] zu beachten, dass man Quirl und Spirale nicht als Urbilder zu betrachten habe, welche die Pflanze bei Anlegung der Organe zu verwirklichen strebe; das Ursprüngliche und morphologisch Gegebene, aus dem die beobachteten Stellungen sich mechanisch ableiten lassen, ist hier wie in der vegetativen Region die relative Grösse der Sprossungen.

Intercalare Cyklen. — Es ist vorhin bei der auffälligen Erscheinung der Obdiplostemonie einer Erklärung erwähnt, welche unsere Aufmerksamkeit noch einmal beansprucht. Wenn nämlich schon die Erklärung derselben aus völligem Abortus (man unterscheidet denselben von dem partiellen auch wol als Ablast) eines zu erwartenden Cyklus dadurch Anstoss erregen könnte, dass das Verlorengehen ohne Hinterlassung einer Spur in der vegetativen Region (welche wir als unsere Lehrmeisterin anerkennen) nicht ihres Gleichen finde, so muss doch die andere theoretische Erklärung aus einer eingeschalteten, intercalaren Sprossung des nicht alternirenden äusseren Cyklus geradezu befremden, weil sie dem früher mit allem Nachdruck hervorgehobenen Gesetz widerspricht, dass eingeschaltete Blätter überhaupt nicht vorkommen. Denn hier hätten wir es eigentlich mit einer adventiven Bildung zu thun, oder mit einer solchen, welche, wie am Rhizom von *Neottia* (Fig. 5), Seitenwurzeln ausgliedert. Diese Einschaltung ist von HOFMEISTER [l. c. pag. 464] als eine nicht seltene Erscheinung mit folgenden Worten geschildert: »Es tritt öfters die Erscheinung ein, dass nach Anlegung eines oder einiger Wirtel von Blättern, mit deren Hervorbringung die Entwicklung der betreffenden Achse abschliesst, unterhalb der Einfügungszone des untersten dieser Blattkreise ein Gürtel der Stengelachse in den Zustand eines tertiären Vegetationspunktes übergeht, und Blattgebilde in Anzahl producirt; entweder in aufsteigender oder in absteigender Folge. Solche eingeschaltete Blattgebilde halten in ihrer Stellung sehr regelmässige Divergenzen ein. Dieser Vorgang hat eine weite Verbreitung im Bildungsgange der Blüthen der Phanerogamen.« Als ein wichtiges Beispiel dafür wird zunächst die Cupula der Eiche, Buche u. s. w. angeführt; die weibliche Blüthe derselben ist nämlich vor der Befruchtung nur von wenigen Hypsophyllen umgeben und von letzteren durch einen Ringwulst abgeschieden; aus letzterem entwickeln sich nach erfolgter Bestäubung, und nachdem er zu

einem tief schüsselförmigen Körper ausgewachsen ist, zahlreiche »Hochblätter« in alternirenden, vielgliederigen Quirlen, und die gereifte Frucht zeigt dieselben als regelmässig gestellte Schuppen am Becher. Dieses Beispiel wäre insofern gravirend, als es aus der Hochblattregion, aber nicht aus den Blüthenblättern speciell genommen ist; allein seitdem der Begriff der Emergenzen aufgetaucht ist (vergl. oben, pag. 630), kann man sehr leicht die wahre Blattnatur solcher Gebilde auf Grund der abweichenden Entwicklungszeit hin im Allgemeinen anfechten, und in diesem Falle ist es sogar sehr leicht, einen ganz analogen Fall dafür anzuführen. Schon oben (pag. 634) habe ich die eigenthümlichen Emergenzen am Germen der Lepidocaryinen erwähnt (vergl. auch Fig. 36 I), welche allerdings in sehr jugendlichem Alter der Ovarien an diesen acrofugal hervorspriessen und den Schuppenpanzer der Frucht bilden; die Aehnlichkeit im Verhalten beider ist eine so grosse, dass ich nicht anstehen möchte, beide im morphologischen Range zu identificiren, obgleich die Schuppen von Quercus sich an einer Achse, die der Lepidocaryinen dagegen sich an einem Cyklus aus drei fest verwachsenen Ovarien bilden. Damit fällt das citirte Beispiel von HOFMEISTER als ein zwingendes fort und es bleiben die übrigen aus der Blüthe selbst übrig, die namentlich die intercalare (d. h. nach der Anlegung der Ovarien erfolgende) Anlage zahlreicher Staminen (z. B. bei *Cistus* und *Capparis*) betreffen. Damit sind wir also in der Erklärung soweit gelangt, das eigenthümliche Verhalten der obdiplostemone und der opponirte Staminen besitzenden Blüthen weiter hiermit zu vergleichen und die Frage nach einer Erklärung auf viele, an Gliederzahl vermehrte Androecealbildungen auszudehnen.

Gegen die Annahme solcher intercalarer Sprossungen liegt kein triftiger Grund vor; der Augenschein lehrt eben, dass in der Blüthe die normale Sprossungsfolge, die man von der vegetativen Region her gewohnt ist, wesentliche Störungen erleidet, und es ist am besten, diese Störungen auf die möglichst einfache Weise zu erklären. Denn der vermittelnde Versuch, die intercalaren Sprossungen als solche zu leugnen und zu der Annahme zu greifen, dieselben seien in der Anlage (wenn auch so gut wie unmerklich) rechtzeitig entstanden, aber in der Ausbildung verzögert, nützt gar nichts; man darf nur nicht vergessen, dass hierdurch eine Schwierigkeit nicht gehoben, eine andere aber dazu gekommen ist. Denn es ist früher ausdrücklich hervorgehoben, dass nicht nur die Anlage, sondern auch die Ausbildung der angelegten Phyllome in der streng acropetalen Reihenfolge weiterschreitet, und es kommt in der vegetativen Region für eine spätere, nachgeholte Ausbildung vorher unterdrückter Phyllome ebenso wenig ein Beispiel vor als für die intercalare Anlage solcher; ausserdem entsteht aber nun die Frage nach der Ursache, welche die angelegten Organe in der Weiterentwicklung bis zu einem gewissen Zeitraum hindert; es kommt die minutiöse Frage hinzu, ob man die Zellen, welche später die eingeschalteten Sprossungen ausgliedern, auch schon, ehe sie die Ausgliederung wirklich zeigen, als die angelegten Sprossungen selbst betrachten kann; kurz es treten nur Schwierigkeiten hinzu, welche die morphologischen Lehren dennoch nicht zu der allgemeinen Gültigkeit bringen können, welche die dogmatische Richtung denselben zuschreiben möchte. — Es ist auch über diese Frage eine weitschichtige Literatur aufgehäuft; aber da das Studium derselben immer nur denselben fast betrübenden Eindruck gewährt, dass ausserordentlich viel an Fragen discutirt wird, welche nicht nach morphologischen Deutungen gelöst werden können ohne den Nachweis neuer Untersuchungen, die dann die ganze Sache plötzlich in ein

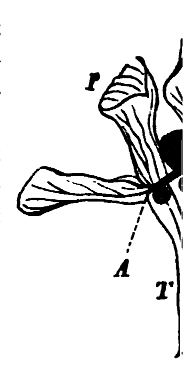
anderes Licht stellen könnten, so gehe ich darüber hinweg und hoffe, wenigstens die Möglichkeit intercalarer Sprossungen an den gestauchten Blüthenachsen (die schon durch ihre Stauchung zu manchen Besonderheiten berechtigt sind), in Uebereinstimmung mit der freien Auffassung, die überhaupt den morphologischen Regeln entgegengebracht werden muss, gezeigt zu haben; die Thatsachen dafür sind wenigstens vorhanden.

Discusbildungen. — Nur das sei noch erwähnt, dass die ältere Blüthenmorphologie, welche entwicklungsgeschichtliche Principien nicht besass, eine Reihe von Bildungen mit besonderem Namen belegte, die gleichfalls in das Gebiet der intercalaren Sprossungen gehören. Dahin gehören namentlich die Bildungen des Discus und die Nectarien. Als Discus bezeichnet man eine scheibenartige Erweiterung des Torus, welche das Gynaeceum, meistens auch Androeceum und oft Perianthium trägt; dieser Discus bildet oft zwischen den ausgebildeten Organen kleine Höcker, strahlige Fäden etc., und wenn diese Honig aussondern und dadurch bei der Kreuzung der Blüthen durch Insekten eine Rolle spielen, so bezeichnete man sie als Nectarien. In vielen Fällen sind sie intercalar; viel häufiger aber wol werden sie normal gebildet sein und rudimentären Organen (Staminodien) entsprechen. Ich selbst konnte an *Parnassia palustris* nachweisen, dass die vor den Petalen stehenden sogen. »Nectarien« (s. Fig. 32 II) von sehr zierlicher Bildung die in der Geschlechtsfunction verkümmerten, sonst aber mächtig ausgewachsenen inneren Staminen sind, und solche Berichtigungen werden sich noch für viele Fälle durch die Entwicklungsgeschichte ergeben. Aehnliche Bildungen kommen auch am Rande des Kelches bei verwachsenen Sepalen, an Perigonröhren und verwachsenen Perianthien (Corona-Bildung, z. B. bei *Narcissus, Silene,* bei Boragineen etc.) vor, sind aber in jedem einzelnen Falle in Bezug auf ihren morphologischen Werth zu untersuchen, der in den meisten Fällen ihren Charakter als den nicht selbständiger Phyllome, sondern Emergenzen mancherlei Art oder Phyllomtheile, Stipularbildungen und dergl. ergiebt. Eine solche Bildung zeigt auch Fig. 30 S an den Schuppen über den Staminen (St).

Verwachsung verschiedener Cyklen untereinander. — Einer der wichtigsten Punkte, soweit es sich um Charaktere für die Gruppenbildung in dem natürlichen Systeme handelt, ist nun noch die Verwachsung der verschiedenen Cyklen von ungleichem Habitus und ungleicher Function unter einander, wodurch deren Insertion wesentlich modificirt wird. [Man hat sehr wol davon getrennt zu halten die Verwachsung der verschiedenen Glieder eines und desselben, einheitlich functionirenden Cyklus unter einander, welche zur speciellen Morphologie der betreffenden Organe gehört]. Im normalen Falle (bei vollständigen Blüthen) gliedert der Torus in acropetaler Reihenfolge auf seinem convexen Scheitel das Perianthium in seinen verschiedenen Erscheinungsformen aus, dann die Staminen und dann die Ovarien, alle selbständig und jeder Cyklus von den vorhergehenden getrennt; solche Blüthen zeigt z. B. die wohlbekannte Gattung *Ranunculus,* wie man deutlich auf einem medianen Längsschnitte durch dieselben erkennen kann. Aber diese regelmässige Ausgliederung und Trennung der Cyklen findet sich in so verhältnissmässig wenigen Familien durchgeführt, dass, wenn man sie als Regel hinstellt, die Ausnahmen an Zahl ungemein prävaliren. Zu den wichtigsten Ausnahmebezeichnungen giebt die Insertion der Staminen und des Germen Veranlassung.

a) Verwachsungen vom Perianthium und Androeceum. — In vielen Blüthen bildet das Perianthium, wie bei *Olinia* in Fig. 30 (vergl. auch Fig. 16)

in seinem unteren Theile einen hohlcylindrischen Tubus, dann an Stelle des Torus selbst die Ausgliederung der l der etwa vorhandenen Petalen und Staminen. Letztere entbehren in Fig. 30 fast völlig der Filamente und zeigen ihre Antheren auf den nach den Gesetzen einer viergliederigen Blüthe dazu bestimmten Nerven im Tubus aufsitzend. Der Tubus endet mit dem dicken Ringe (A), welcher die Petalen breit aufsitzend aussendet, und mit diesen in Alternanz die bärtigen Schuppen S, letztere genau über den Staminen inserirt. Hier stehen wir nun einer morphologischen Schwierigkeit gegenüber, welche auch thatsächlich zu zwei ganz verschiedenen Deutungen über den Bau und Charakter der hier dargestellten Blüthe geführt hat, nämlich der Schwierigkeit, die auf A stehenden Phyllome zu deuten. Ist T der Calyx allein? Oder ist er verwachsen aus allen oben frei werdenden Stücken? Sind keine freie Sepala vorhanden? Können die Schuppen S nicht als Petalen gedeutet werden?



Perianthium und *capensis*, THUNB., vergr. T der T mit einem Ring endigt und die P und deren super (S) trägt; von d der tetrameren l Petalur

Die Frage, als was man einen solchen Tubus anzusehe discutirt worden, ohne dass eine allgemein befriedigende und wäre. Es handelt sich hauptsächlich um Entscheidung zwi nach welchen der Tubus einmal eine hohle Ausstülpung d (als Caulom) erst nachher die Phyllome ausgliedert, oder a wachsenen und oben frei werdenden Phyllomen gemeins Gebilde, oder endlich der Kelch allein, der an der Stelle, seine freien Zipfel auflöst, zugleich die Petalen und das An letzteres allein, falls wir Perigonblüthen haben.

Ohne die für und wider die einzelnen Ansichten spr führen zu wollen, sei nur bemerkt, dass sie natürlich eine Blüthenbildungen zu ihrer Begründung benutzen werden, gründungen so gewichtig ausfallen können, dass sich da herrschende Einheit zu ergeben scheint; es liegt viellei Gruppe, welche solche Tubusbildungen besitzt, eine eigenthü zu Grunde, deren Endresultat zwar etwas Aehnliches, Gleiches liefert, und man wird auch hier wieder ein freie müssen, als es die versuchte strenge Durchführung eines gestatten will. Die Tubusbildungen sind nämlich so versc wisse Familien mit grosser Leichtigkeit daran erkennen l bedauern, dass diese Verschiedenheiten bisher noch nich sucht sind, um sie zur Charakterisirung der natürlichen Fa Man vergleiche nur dies »verwachsene Kelchrohr« von eine in Fig. 30 gezeichneten entspricht), einer *Rosa* und einem drei Beispiele für die Mannigfaltigkeit dieses Gebildes. — zu denen *Olinia* (Fig. 30 P und S) führte, lassen sich au

dern nur auf dem Wege der Vergleichung mit verwandten Formen entscheiden; erklärt man P für Sepalen, so sind natürlich S die Petalen, und die Staminen St sind letzteren opponirt (wie bei Rhamnaceen, mit welchen BAILLON diese Gattung vergleicht); denn da S deutlich innen von P inserirt ist, so kann man die Erklärung nicht umdrehen und S zu Sepalen machen. Man ist aber ebenso berechtigt zu der Annahme, dass der Tubus ausser sehr kleinen Spitzen keine Spur von Sepalen bildet (da z. B bei Umbelliferen und vielen anderen etwas durchaus Aehnliches beobachtet wird); alsdann müssen die Phyllome P eine deutliche Gliederung (Insertion) auf dem Tubus zeigen, während sie als Sepalen continuirlich aus dem Tubusringe austreten müssen; für die Schuppen S ist dann weiter kein Charakter als der der oben erwähnten Discusbildungen zu finden. Ueber diese Deutung entscheidet der Vergleich anderer Pflanzen mit Hinzuziehung des Baues im Gynaeceum, und hiernach hat DECAISNE seine, hier gleichfalls angenommene Meinung gebildet, wonach *Olinia* als eine ähnliche Bildung wie z. B. *Fuchsia* aufzufassen ist, wenngleich letzterer einerseits die Schuppen S fehlen, andererseits aber lange Kelchzipfel (von corollinischer Färbung) vorhanden sind. — Diese Controverse kann ein deutliches Bild von dem innigen Zusammenhange zwischen Morphologie und Systematik liefern, und es ist wichtig zu sehen, dass die Morphologie für sich allein keine positive Entscheidung treffen kann, während sie der Systematik, die sich auf die Formverwandtschaften stützt, solche liefert.

b) Verwachsungen vom Perianthium und Gynaeceum. — An der eben geschilderten Verwachsung, welche Perianthium und Androeceum auf einen Tubus rings um den Blüthenscheitel erhebt, braucht das Gynaeceum durchaus nicht Theil zu nehmen; es steht z. B. bei *Olinia* unten im Grunde des Tubus und hält seine normale Stellung inne. Es kann jedoch gleichfalls in die Verwachsung eintreten und dadurch die Blüthe wesentlich anders gestalten. In diesem letzteren Falle pflegen die Ovarien mit ihrer Aussenseite sich innig mit der Innenseite des Tubus zu verbinden, aber nur so weit oder nicht einmal in der völligen Länge, wie die Placenten reichen; es verwächst also, meiner Terminologie zu Folge, das Germen, während Stylus und Stigmen frei über den durch Verwachsung entstandenen unteren knoten- oder säulenförmigen Theil hervorragen; dieses Germen nennt man unterständig (inferum), während das Germen superum frei im Innern der übrigen Blüthencyklen als deren oberste Bildung steht; oder man hat auch wol denselben Ausdruck auf die ganze Blüthe bezogen und dieselbe bei einem Germen inferum oberständig, bei einem G. superum aber unterständig genannt. In einem vollkommen ausgebildeten Germen inferum sollen die Ovarien, soweit sie Placenten und Samenknospen enthalten, unterständig sein, und so ist es z. B. in Fig. 16 der Fall; nicht immer aber geht die Verwachsung so weit hinauf, und in vielen Blüthen (z. B. bei vielen Arten von *Saxifraga)* ist auch die Hälfte des Germens frei im Innern der Blüthe: in diesem Falle spricht man von Germen semiinferum, Flos semisuperus etc., kann ja auch in der Bildung der Brüche noch leicht jedem einzelnen Falle entsprechend andere Ausdrücke bilden.

Im Vorhergehenden ist die Darstellung so gewählt, als wenn in der That eine Verwachsung zwischen Tubus (dessen morphologische Bedeutung dabei nicht weiter erörtert ist) und dem ursprünglich freien, eingeschlossenen Germen stattfände, so dass nur des letzteren Spitze zur Entwicklung von Stylus und Stigma frei bliebe; allein wenn auch diese Darstellung für gewisse Fälle richtig ist, so besitzt sie jedenfalls keine allgemeine Gültigkeit, und die Mannigfaltigkeit ist hier

noch grösser und ebenso charakteristisch für gewisse Familien, als die Bildung des Tubus. In vielen Fällen besteht wol ohne Zweifel das Germen inferum aus dem Untertheil der Ovarien ohne Zuthun irgend welcher anderen Phyllome, während in anderen Fällen deren Mitwirken und Verwachsen ersichtlich ist; beide Fälle mögen an *Aristolochia* und unseren Pomaceen verglichen werden. Die Entwicklungsgeschichte der Blüthen ist allein im Stande, über diese Fragen zu entscheiden; aber aus allen Untersuchungen, welche schon darüber angestellt sind, spricht zu sehr die vorhandene Verschiedenheit im Phanerogamenreich, als dass das Streben nach Einheit auf diesem Gebiete durchführbar erschiene. Wäre eine Einheit hier vorhanden, so würden nicht so viele einander widersprechende Angaben gemacht und Deutungen des Gesehenen geliefert sein, da die Beobachtungen selbst nicht mit zu grossen Schwierigkeiten verknüpft sind. Da wir das Germen meistens oberständig und frei finden, so könnte ja überhaupt eine Einheit nur durch Annahme einer Einwachsung desselben in den Torus oder die unteren Phyllomkreise gewahrt werden; aber wie soll man beispielsweise die genauen Untersuchungen ROHRBACH's an den Hydrocharideen [Abh. d. naturf. Ges. zu Halle, XII, 1871] damit in Einklang bringen, die uns lehren, wie dort in der weiblichen Blüthe der Scheitel so lange convex ist, als er Perianthium und Staminodien anlegt, dann aber sich verflacht und concav wird zur Anlage des Fruchtknotens; in dieser Einsenkung entstehen dann als vorspringende Leisten die Placenten, und zwar in zwei getrennten Cyklen nach der Divergenz $\frac{1}{3}$; gleichzeitig vertieft sich die Blüthenachse immer mehr, und das Wachsthum der Placenten folgt der Vertiefung, bis sie im Centrum einander berühren und das Germen scheinbar vielfächerig machen. Hier ist also von den Ovarien an sich als verwachsender Cyklus nichts zu bemerken, wenn man nicht den Ringwall auf dem Torus, der die Vertiefung bildet, als einheitlichen Ovarialcyklus gelten lassen will. Aehnliches wird bei vielen anderen Blüthen beobachtet, deren Germen dazu nicht einmal unterständig zu sein braucht; die Ovarien scheinen oftmals als Ringwall zu entstehen, die Placenten aber eine selbständige Entwicklung zu haben, die zwar an den mit den Nähten der Ovarien correspondirenden Stellen vor sich geht, aber nicht an die Ovarial-Suturen direkt geknüpft ist. Solche Beobachtungen liegen vor; natürlich kann man dieselben umdeuten, um überall das Germen als aus denselben einfachen Blattcyklen gebildet erscheinen zu lassen, wie ich es in der ersten Auseinandersetzung über die einzelnen Theile der Blüthe gethan habe. Aber entweder ist diese Einheit, die die Morphologie für ihre Zwecke wünscht, nicht vorhanden und nur durch künstliche Deutungen zu erzielen; oder aber sie ist vorhanden und durch Modificationen in der Entwicklungsgeschichte so entstellt, dass die correspondirenden Theile oft durch Unterdrückung, durch verfrühte oder verspätete (anticipirte oder retardirte) Ausbildung bis zur Unkenntlichkeit verdeckt sind. Obgleich viele der namhaftesten Morphologen Alles einheitlich zu deuten bestrebt sind, was an Sexualorganen in den Phanerogamen zur Entwicklung gelangt, so scheint es mir doch gerade in diesem Punkte nicht möglich, unbedenklich diesem Bestreben Folge zu leisten.

c) Die Charakterisirung der Blüthen durch die Staminal-Insertion. — Kehren wir nun zu den Thatsachen selbst zurück, so bleibt erst noch die Insertionsverschiedenheit der Staminen zu erläutern übrig, welche zu einer charakteristischen Terminologie geführt hat. Ist das Germen oberständig, stehen die Staminen auch nicht auf einem Tubus inserirt, der aus den verwachsenen Sepalen entstanden gedacht werden könnte oder in Wirklichkeit daraus besteht,

so heissen sie hypogyn; ist dagegen der geschilderte Tubus vorhanden, so heissen sie perigyn. Die Ausbildung des Tubus variirt nun allerdings so sehr, dass die Bezeichnung »perigyne« Staminen auf viele Blüthen von sehr ungleicher Bildung sich bezieht; der Vergleich von Fig. 31 und 30 macht dies anschaulich. Bei der *Dryadacee* (Fig. 31) besitzt der Kelchtubus nur die Form einer flachen Schüssel; aber es ist charakteristisch, dass seine Sepalen am Grunde verwachsen sind und an der Stelle, wo sie beginnen, sich in ihre freien Spitzen aufzulösen, auf einer ringwallartigen Verdickung zugleich die Petalen (aussen) und unmittelbar vor ihnen (innen) die Staminen inserirt enthalten. Oft ist die Verwachsung noch viel kürzer, der Tubus sehr viel geringer an Durchmesser, als in Fig. 31 gezeichnet ist; aber dennoch gilt die Insertion als perigyn, obgleich die Ovarien vielleicht alle höher stehen als die Insertionsebene der Staminen. Begreiflicher Weise ist dadurch der im Principe scharfe Unterschied zwischen perigynen und hypogynen Staminen minder scharf, als es wünschenswerth ist, und es erfordert eine exacte Beschreibung des Insertionsverhältnisses noch die Beifügung der Gestalt des Tubus, oder den Zusatz hoch-, resp. tief-perigynisch. — Ist nun das Germen echt unterständig, so werden die Zipfel des Calyx erst da frei, wo sich die Ovarien von ihm trennen und in der Regel die Stylusbildung beginnt; erst an dieser Stelle können daher im Germen inferum auch die Petalen und Staminen entspringen, und falls letztere ihren freien Ursprung dort nehmen, nennt man sie epigyn. Der Ausdruck »Staminen epigyn« und »Germen unterständig« gehört daher so zusammen, dass erstere nicht ohne letzteres denkbar sind.

(B. 165.) Fig. 31.

Längsschnitt durch die Blüthe von **Potentilla inclinata,** 8fach vergr. P Pedunculus, Tb Tubus, S die freien Spitzen des Kelches; P ein Stück eines Petals, St die Staminen; der Torus T trägt auf sich zahlreiche Ovarien mit je einer Samenknospe und seitlichem Stylus; je ein Fibrovasalstrang geht zu jedem Ovarium.

Die Insertion der Staminen kann aber noch dadurch modificirt werden, dass der Untertheil der Filamente auf kürzere oder längere Strecke mit dem Perianthium, sei es Perigon oder Corolle, verwächst; hier ist von einer wirklichen Verwachsung die Rede, denn man kann die Filamente in ihrem angewachsenen Theile nicht selten bis zum Ursprungsort verfolgen, bemerkt auch das Ausbiegen der Fibrovasalstränge in sie, und hat bei leichterer Verwachsung auch die Möglichkeit, sie vollständig loszulösen. Den letzteren Fall zeigt Fig. 26 IV; eine so leichte Verwachsung an ein einzelnes Petalum ist natürlich nur da möglich, wo die Staminen zugleich den Petalen opponirt sind; in der Regel aber alterniren sie mit der Corolle und stehen daher bei verwachsenen Corollen an deren Nähten. Fig. 16 zeigt dagegen ein sehr hohes Verwachsen der Staminen, welches noch durch die Bildung einer Corona verstärkt wird. Die Staminen werden in diesen Fällen als epitepal (bei Insertion auf einem Perigon), und epipetal (auf der Corolle) bezeichnet. Der Ausdruck episepal kommt nicht vor; wo er nämlich (wie in Fig. 30 und 31) berechtigt wäre, genügt die schon auseinanderge-

setzte Bezeichnung perigynisch vorkommen. Wir können nunmehr auch die Beziehungen zwischen Germen inferum und Staminalinsertion dahin vervollständigen, dass wir erklären, bei Germen inferum müssen die Staminen epigynisch inserirt sein, sofern sie frei (St. libera, nicht distincta), und nicht etwa nicht epipetal (resp. epitepal) oder gynandrisch sind.

d) Verwachsung zwischen Androeceum und Gynaeceum. — Der letztere Ausdruck (gynandrisch) bezeichnet nämlich die letzte Verwachsung verschieden organisirter Cyklen unter einander, die der Staminen und Ovarien; sie kommt aber überhaupt nur bei mehreren, zu einem gemeinschaftlichen Germen verwachsenen Ovarien vor, auch da nur selten, findet sich aber niemals so wie etwa bei der Corolle in Fig. 26 IV. Nur wenige Familien haben gynandrische Staminen; ein Theil der Aristolochiaceen, besonders aber die Orchideen, von denen es Fig. 29, 2 und 3 *(Coelogyne)* darstellt. Hier bildet Androeceum und Gynaeceum eine gemeinschaftliche Befruchtungssäule, das Gynostemium. Die Staminen, in der Regel bis auf 1 abortirt, entwickeln eine der Spitze nahe befindliche Anthere, und unter derselben (also durch diese Verwachsungsart in ein scheinbar falsches Insertionsverhältniss gebracht) entwickelt das Stigma seine klebrigen Papillen, die in diesem Falle durch Pollinarien (s. unten) befruchtet werden.

Blüthenformeln. — Um die Verhältnisse, welche soeben besprochen sind und welche durch das Blüthendiagramm unter Ergänzung durch Blüthenaufrisse am besten kurz dargestellt werden können, auch ohne bildliche Darstellung in möglichster Kürze ausdrücken zu können, hat man Blüthenformeln eingeführt, die zur Charakterisirung der von der Systematik gebildeten Gruppen ausserordentlich nützlich sind. Es hat zwar jeder Autor in seiner Macht, die Zeichen nach Belieben zu wählen, doch ist der Gebrauch ein ziemlich einheitlicher geworden. Folgende Zeichen empfehlen sich durch ihre leichte Verständlichkeit, und es wird von denselben im systematischen Theile der Phanerogamen Anwendung gemacht werden: Den Blüthenformeln wird die Geschlechtsvertheilung und Symmetrie durch die Zeichen ☿ für monocline, ♂ + ♀ für dicline Blüthen in derselben, und ♂, ♀ für dicline in verschiedenen Inflorescenzen, ⊕ und (↓) für actinomorphe und zygomorphe Blüthen vorgesetzt; Dioecie und Monoecie wird nicht unterschieden.

Das Perianthium hat die Zeichen P (Perigon und Perianthium aequale), resp. K (Calyx, Kelch) und C (Corolle), mit Angabe der Zahl jedes Cyklus; die Sexualorgane werden ebenso durch A und G (Androeceum und Gynaeceum) bezeichnet mit Angabe der Zahl der Staminen, resp. Ovarien. — Fehlende Glieder werden durch O bezeichnet, abortirte werden in Rahmen gesetzt, oder ihre Zahlen durch die Schrift (Cursivdruck) hervorgehoben. Normal alternirende Cyklen stehen ohne Zeichen dafür; opponirte Cyklen erhalten ein | vorgesetzt, falsch gekreuzte ein ><; mehrere Cyklen derselben Art werden durch + verbunden. In zygomorphen Blüthen werden die einheitlichen Cyklen durch : getrennt in die einzelnen Joche, resp. in das unpaare Glied, wobei immer das der Achse zugewendete zuerst genannt wird; (es heisst also 1 : 2, das unpaare Glied st der Achse zugewandt, 2 : 1 dagegen, dass es abgewandt ist). Die Verwachsung verschieden functionirender oder in den Formeln getrennt gehaltener Cyklen wird durch untergesetzte Verbindungshaken ‿ bezeichnet, die Verwachsung der einzelnen Glieder eines einheitlichen Cyklus dagegen durch zwei die Zahl einschliessende Klammern (); die Insertion des Germen speciell wird durch die Zahl (der Ovarien) mit über-, resp. untergesetztem oder mitten hindurchgeführtem Strich angegeben, z. B. drei freie oberständige Ovarien $G\underline{3}$, drei verwachsene $G(\underline{3})$, drei halbunterständige $G(\cdot 3 \cdot)$, drei unterständige $G(\overline{3})$. Die unbestimmt grosse Zahl wird durch ∞ ausgedrückt. Die Chorise wird durch Exponentzahlen bezeichnet, so dass drei in je fünf gespaltene Staminen beispielsweise das Zeichen $A3^5$ bekommen. — Die Blüthenformel für *Hymenocallis adnata* (Fig. 16) würde hiernach lauten ☿ ⊕ $\underbrace{P(3+3)\,A}(3+3)\,G(\overline{3})$; die von *Coelogyne Lagenaria* (Fig. 29) dagegen ☿ (↓) $P\,1:2+2:1\;\underbrace{A\,1:0\,G}(\overline{3})$; die für *Statice latifolia* (Fig. 26 I) ist ☿ ⊕ $K(5)\;\underbrace{C(5) \mid A}\,5\;G(\underline{5})$. Für besondere Fälle, wie z. B. die Schuppenbildung über den Antheren von *Olinia* (Fig. 30) müssen besondere Zeichen eingeführt werden.

Specialmorphologie des Perianthiums.

Praefloration. — Die einzelnen Theile des Perianthiums, zumal die frei entwickelten Petalen, zeigen unter einander die charakteristischen Deckungen, welche von acropetal entwickelten Phyllomen zu erwarten sind. Es würde nur nöthig sein, in Bezug darauf auf das unter Blattstellung und Vernation (Seite 650) Gesagte zu verweisen, wenn nicht in der Knospenlage der Blüthen (Aestivatio oder Praefloratio genannt) noch andere Formen aufträten, welche theilweise den eigenthümlichen Verwachsungs- und Entwicklungsverhältnissen der Blüthe überhaupt zuzuschreiben sind, grösstentheils aber von den Symmetrieverhältnissen abhängen, da die zygomorphen Blüthen sich ganz anders zu decken pflegen als die actinomorphen. Letztere zeigen, sofern sie aphanocyklisch gebaut sind, die regelmässige »genetische« Spirale vielfach in völliger Reinheit, meistens nach $\frac{1}{3}$ oder $\frac{2}{5}$ Divergenz; die cyklischen Blüthen zeigen deren typische Deckung ebenso rein, und dann meistens in der opponirt-decussirten Stellung; erstere sind im normalen Falle imbricativ (s. oben), letztere valvirt; die normale Deckung von 5 Petalen nach $\frac{2}{5}$ verlangt, dass zwei Petalen (No. 1 und 2) ganz unbedeckt von den übrigen aussen stehen, eins (No. 3) halb innen bedeckt und halb aussen deckend, zwei (No. 4 und 5) ganz innen, von den übrigen bedeckt; diese Stellung wird als quincuncial bezeichnet; die normale Deckung von 3 Petalen nach $\frac{1}{3}$ heisst, sobald als die Ränder der äusseren weit über die inneren herübergreifen, »ternato-convolutiva;« endlich kommt bei den valvirten Praeflorationen wie bei Laubblättern die Modification der reduplicirten und induplicirten Knospenlage vor. Aber neben diesen normalen Deckungsweisen oder Zusammenschachtelungen kommen auch einige neue Verhältnisse vor, welche bei der Vernation fehlten, besonders die contorquirte und cochleare Praefloration. Die contorquirte Praefloration hat in der Knospe das Aussehen von spiralig zusammengedrehten Blättern, welche dadurch zu Stande kommt, dass jedes der meistens in Fünfzahl vorhandenen Phyllome mit einem Rande deckt, mit dem anderen bedeckt wird; je nachdem der deckende oder bedeckte Nachbar der linke oder rechte ist, unterscheidet man die Knospenlage noch als links oder rechts gedreht. Beispiele finden sich hierfür vielfach in den Familien der Malvaceen, Linaceen, Gentianaceen, u. s. w. — Die cochleare Praefloration tritt bei zygomorphen Blüthenbildungen zu Tage, ist aber oft auch da vorhanden, wo sich sonst keine Spur von Zygomorphismus zeigt; sie hat eine scharfe Orientirung gegen die Abstammungsachse hin und zeigt sich entweder so, dass das der Achse zugewendete Blatt oder Blattpaar (von in der Regel wiederum 5 Phyllomen) das äusserste ist, dass die folgenden von ihm bedeckt werden, selbst aber wiederum das vorderste Blattpaar resp. unpaare Phyllom mit ihrem vorderen Rande bedecken; diese Stellung heisst cochlearis descendens. Oder sie entwickelt umgekehrt das der Achse zugewendete Blatt resp. Blattpaar als das innerste, bedeckte, lässt die mittleren mit dem hinteren Rande selbst decken und mit dem vorderen Rande bedeckt sein, das vorderste Blattpaar resp. Blatt aber nur decken, und heisst dann cochlearis adscendens. Hierfür liefern verschiedene Beispiele die zygomorphen Blüthen der Labiatifloren, Papilionaceen, Violaceen etc.

Verwachsung unter den Perianthium-Phyllomen. — Das Perianthium zeigt in den Fällen, wo es aus einer geringen Zahl von Phyllomen zusammen-

gesetzt in einem oder in höchstens zwei gleichartigen C
Verwachsungen, in den übrigen Fällen aber, wo die Zal
Cyklen eine grosse ist, sind die einzelnen Phyllome ste

Für die Dicotyledonen ist es Regel, nur je einen Cyklus de
lassen, also entweder den Kelch oder die Corolle allein, oder beide
wie in Fig. 26. Die Monocotyledonen können nach derselben R
verwachsen in den Fällen, wo das Perianthium als ein P. aequale
tritt, beide zusammen in einen einzigen Complex, wie name
(s. Fig. 16).

Sind die Tepalen, Sepalen und Petalen in n-Zahl
Cyklus unverwachsen, so bezeichnet man das Perigon,
Corolle als n-phyllus, hat aber für Corolle und Perigon
zeichnungen dialypetal, polypetal, eleutherope
-tepal eingeführt und diese als Gruppennamen in dem S
verwendet. Für diese freiblättrigen Bildungen kommen
Formbezeichnungen vor, sondern man wählt für dieselbe
zur Gestaltbeschreibung der Laubblätter verwendet we
Für den aus verwachsenen Phyllomen gebildeten Kel
Calyx gamo- oder synsepalus, ebenso für die Corol
monopetala; der letztere Ausdruck ist eigentlich zu
einer Bezeichnung älterer Systemarbeiten ein sehr
endlich heisst ein entsprechendes Perigon P. gamote
die Verwachsung eingegangenen Phyllome kennzeichnet
lich durch die Nervatur und durch frei auslaufende Z
den Limbus bilden, während der verwachsene Theil
Tubus heisst; die Grenze zwischen Tubus und Limbu
nöthig wird, diese Stelle besonders hervorzuheben. I
der Grösse von kleinen Zähnchen bis zu Organen, welch
an Grösse fast gleich kommen; aber wenn die Verwa
nur von sehr geringer Höhe ist, so ändert dies do
charakter der Verwachsung und man darf ein solches
des Perianthium nie als n-blättrig (n-phyllus) bezeichne
für dann den Ausdruck n-theilig (n-partitus); ist
spricht man von n-spaltig, -lappig, -zähnig.

Die verwachsenen Perigone, Kelche und Corollen führen
zeichnungen, welche durchaus ohne theoretisches Interesse und ohn
mit einer Reihe von Vocabeln zu vergleichen sind, welche diejen
die sich ihrer zu Zwecken der speciellen Pflanzenbeschreibung b
mögen darunter genannt sein der Calyx cylindricus, cupul
für die Bechergestalt, turbinatus (kreiselförmig), campanulat
(krugförmig); für die Corolle und das gefärbte Perigon sind z
neue Bezeichnungen im Gebrauch, so z. B. C. tubulosa an Ste
mis und calathiformis für becherförmig, infundibuliformis
und urceolata wie beim Kelch, dann noch hypocraterimor
rolle zuerst einen lang cylindrischen Theil, und auf ihm einen
wie z. B. bei *Primula*; C. rotata endlich nennt man eine solche,
ordentlicher Kürze die Lacinien sofort sich strahlig oder radförmi
Galium, manchen Lysimachien u. s. w. Die übrigen eben gen
keiner Beispiele sondern sind selbstverständlich.

Beschaffenheit von Kelch und Corolle. —
aus nicht immer die grüne, laubblattartige Textur cl

gern in seiner Definition voranstellt; nur pflegt seine Bildung eine andere zu sein als bei der Corolle, und nur dann hat man ein Recht, beide als eigenartige Cyklen zu unterscheiden. Die Unterscheidung fällt übrigens oft schwierig genug aus, da auch nicht in jedem Falle der äussere Cyklus als Kelch, der innere als Corolle bezeichnet werden soll; denn wenn dieselben durchaus gleichartig sind, so spricht man, wie oben auseinander gesetzt, vom Perianthium aus 2 Cyklen; letzteres ist vorherrschend bei den Monocotyledonen, von welchen nur wenige Familien einen grünen Kelch und zarte Corolle besitzen, findet sich aber auch bei nicht wenigen dicotyledonen Gruppen. Bei Ranunculaceen hat der Kelch oft so sehr das Aussehen der Corolle, dass man ihn um so eher dafür halten sollte, als die Corolle selbst oft fehlt oder nur in rudimentären kleinen Organen, gleichfalls Nectarien genannt, vorhanden ist *(Caltha, Nigella, Helleborus, Aconitum, Trollius)*; bei letzterem besteht er sogar aus in dichten Spiralen aufeinander folgenden zahlreich vermehrten Phyllomen. Wenn nur ein einziger Cyklus vorhanden ist und also die Bezeichnung Perigon für diesen eintritt, so nimmt man allgemein an, dass dieser Cyclus dem Calyx entspreche und die Corolle abortirt sei; in sehr vielen Fällen sprechen dafür die Stellungsverhältnisse, indem der Staminalcyklus den Tepalen opponirt ist, und dadurch der Wegfall der Corolle als bewiesen erscheint, zumal wenn dies bei einigen Gruppen geschieht, welche bei sonst gleichem Bau polypetale und Perigonblüthen besitzen. Es könnte damit der Begriff »Perigon« ganz fortfallen und an Stelle von Tepalen immer Sepalen verwendet werden, wenn es nicht auch Perigonblüthen gäbe, bei denen eine etwas eigenartige Bildung eintritt und die Erklärung nicht so leichthin durch Wegfall der Corolle zu geben ist. So z. B. bei vielen Thymelaeaceen, Aristolochiaceen u. anderen, in denen die Perigonbildung eine viel reichere Entwicklung erfahren hat, epitepale Staminen in mehreren Cyklen sich finden, und noch mehrere Umstände darauf hinweisen, dass dies vielleicht ächte Perigonblüthen gegenüber den eben betrachteten »Kelchblüthen« (wie man die dichlamydeïsch angelegten Blüthen mit unterdrückter Corolle nennen könnte) sind. Vielfach wird auch mit dem Namen »Perigon« Missbrauch getrieben, wenn zwei Cyklen von gleicher Grösse, Textur und Farbe vorhanden sind, und man von »Perianthium« sprechen soll; oder von Kelch und Corolle, wenn man den Ausdruck Perianthium verwirft; z. B. die Polygonaceen und Lauraceen haben keine Perigonblüthen unserer Definition. — Wenn der Kelch sich auch nur noch in Spuren nachweisen lässt (wie bei *Olinia*, Fig. 30; ferner Compositen, Umbelliferen etc.), so gilt dann sogleich der gefärbte Kreis als Corolle, und es bedarf also zur Entscheidung zwischen dichlamydeïschen und monochlamydeïschen Blüthen einer sorgfältigen Untersuchung nach etwa zum Verschwinden neigenden Cyklen einer Art.

Oft fällt der Kelch auch so früh ab, dass man an der zur Befruchtung bereit stehenden Blüthe keine Spur mehr von ihm bemerkt (Calyx fugax! *(Papaver)*; für gewöhnlich fällt er mit der Corolle ab, erhält sich aber oft noch länger als diese, wird entweder dabei welk (C. marcescens), oder erhält sich frisch grün und wächst mit der heranreifenden Frucht weiter: C. persistens; dieser letztere bietet der natürlichen Systematik nicht unwesentliche Merkmale und verdient daher unsere Beachtung; er ist z. B. vorhanden in der ganzen Gruppe der Caryophylleen, von den Silenaceen und Alsinen bis zu dem Perigon der Chenopodiaceen, bei denen er zur Fruchtzeit oft fleischig angeschwollen ist. — Bei Petalen und auch Sepalen tritt, namentlich in zygomorphen Blüthen, zuweilen eine hohle Rückwärtsverlängerung über den Insertionspunkt hinaus ein, welche als Spornbildung

bezeichnet wird (Calyx, corolla calcarata); *Aquilegia*, *Utricularia* liefern gut bekannte Beispiele hierzu. — Die selten in dem Fall, wo sie frei und unverwachsen sind, ein mit Laubblättern, indem sie die Bildung eines Stielchens u sonst allein entwickelt zu sein pflegt) aufweisen; letzteres h unguiculata), und lässt sich am deutlichsten an den Sil weil hier die Petalen von dem gamosepalen Calyx umsch dessen Mündung die Lamina frei horizontal ausbreiten kön

---

Kapitel 4.

Specialmorphologie des Androeceums

Das LINNÉ'sche System hatte sich auf die Zahlenverhältni in seiner Abtheilung der monoclinen Blüthen und auf desse stützt; es ist aber in sofern ein deutlicher Beweis für die Morphologie, als wir heute die Grundfehler der LINNÉ'schen und corrigiren können, die — auch wenn sein System nur lytischen Schlüssels haben sollte — bei wissenschaftlicher Aufl Gebrauch unmöglich machen.

Verwachsung der Staminen unter einander; Cl wachsungen der Staminen spielen in dem genannten Sy Rolle und sind dort als Bündel oder Adelphien bezeic noch jetzt in der Terminologie der herrschende ist; jedoch Untersuchung der adelphischen Blüthen lehrt uns eine wic in den Bündeln kennen, dass nämlich im allgemeinen nur die monadelphischen und diadelphischen Blüthen aus Verwachsung der Staminen sich herleiten, während die sogenannten polyadelphischen Blüthen durch Chorise ursprünglich einfacher Staminalhöcker (Primordien) ihre grosse Zahl von Staminen erhalten, welche mehr oder weniger deutlich an ihrer Insertion Bündel bilden. Die folgende Figur 33, IA, und die nebenstehende Figur 32 zeigt Bündel sowol durch Adelphie (I) mehrerer, als auch durch Chorise (II und III) eines einzelnen Primordiums entstanden; das Bündel I enthält das ganze Androeceum einer Papilionacee und zeigt also das normale Verhalten, was wir vom Androeceum der Corolle ent-

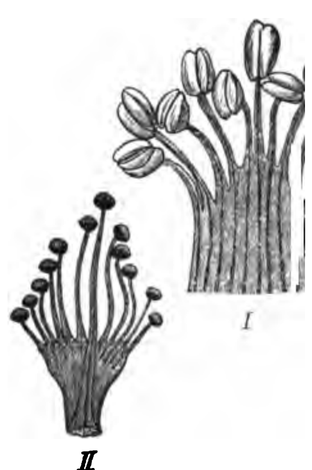


Fig. 3

Fig. 32 I. Monadelphie von O tameren Staminalcyklen, welche verschieden sind; die ganze Rö schnitten und ausgebreitet. II Staminodialbündel von *Parna* Chorise entstandenes Staminalb *drangulare*. (Alle Figu

sprechend erwarten müssen, dass nämlich die Staminen, oder vielmehr die Filamente, wenn überhaupt eine Verwachsung unter ihnen eintritt, alle verwachsen. Gewisse Blüthen zeigen aber auch ein Verwachsen in zwei Bündel *(Polygala)*, werden dazu aber in der Regel nur durch den darin obwaltenden Zygomorphismus veranlasst. In den durch Chorise gebildeten Bündeln prävalirt der Medianus des ganzen Primordiums durch seine bedeutendere Stärke und Länge, überhaupt ist ein solches Bündel einem strahlig-nervigen und zwischen den Hauptnerven tief getheilten Laubblatte zu vergleichen, bei dem jedes Segment zu einem Pollen bildenden geworden ist. Es sind aber in der Figur solche Beispiele gewählt, bei denen der basale Zusammenhang der einzelnen Filamente deutlich ist; vielfach ist dies im entwickelten Zustande der Blüthe nicht mehr der Fall, und so besitzt die Praxis mannigfache Schwierigkeiten, den fertigen Zustand derselben richtig zu deuten.

Iso-, Diplo-, Polystemonie der Blüthen. — Der zweite Hauptpunkt, auf den sich die erwähnte Weitertheilung des LINNÉ'schen Schlüssels stützt, waren die Zahlenverhältnisse der freien Staminen, welche die Terminologie als »distincta« bezeichnet (getrennt, nicht zu verwechseln mit frei, d. h. für sich inserirt und nicht auf dem Perianthium). Auf die einfache Zahl stützen sich die Ausdrücke monandrische, diandrische . . . polyandrische Blüthen. Es versteht sich schon aus der allgemeinen Theorie des Blüthenbaues, dass nicht die absolute Zahl der Staminen das wichtige darin ist, sondern die Art und Weise, wie dieselbe zu Stande kommt; beispielsweise können uns 4 Staminen in einer actinomorph-tetrameren Blüthe nicht überraschen, ebenso wenig 8 in einer anderen; aber 4 oder 8 in einer pentameren Blüthe sind etwas ganz anderes und deuten ausnahmslos auf einen Abortus durch Zygomorphismus oder auf ein anderes die normale Zahl umgestaltendes Verhältniss hin. Es erscheint daher naturgemäss, die Blüthen nach der Staminalzahl anders einzutheilen und zuerst die zygomorphen mit ihren unregelmässigen Zahlenverhältnissen ganz auszuschliessen, da dieselben in jedem Fall einer besonderen Erklärung bedürfen. Wir nennen solche Blüthen, in denen die Staminalzahl ihrem einfachen Numerus entspricht, haplostemone oder isostemone, diejenigen in denen sie dem doppelten Numerus gleichkommt, diplostemone, (wenn die äusseren Staminen in diesem Falle den Petalen opponirt sind, nennen wir sie obdiplostemon; s. oben pag. 710, 711); wenn sie endlich das Vielfache des Numerus betragen, und zwar durch Vermehrung der Cyklen so zahlreich geworden, pollaplostemon. Häufig tritt auch eine grössere Zahl von Staminen an Stelle eines zu erwartenden neben einander auf, ohne sichtliche Chorise eines einzelnen; in diesem Falle nennt man die Ursache der Staminalvermehrung Dédoublement, und zwar pflegt sich sehr häufig ein geringes Dedoublement der einzelnen Primordien mit einer starken Cyklusvermehrung zu vereinigen.

In den Blüthenformeln muss die Zahl mit dieser rationellen Betrachtung in Einklang gebracht werden; das Androeceum haplostemoner Blüthen trägt daher die einfache Zahl, z. B. *Linum* A 5, bei diplostemonen Blüthen dagegen die Zahl in eine Summe aus zwei gleichen Summanden zerlegt, z. B. *Saxifraga* A $5+5$, *Lilium* $3+3$. Dedoublement und Chorise werden durch Exponentzahlen ausgedrückt, so dass die 9 Staminen von *Butomus* z. B. bezeichnet werden als A $3 + 3^2$ weil der innere Cyklus verdoppelt ist; ebenso die vielen Staminen der Myrtaceen, welche aus 4 Primordien entspringen, als A 4^{∞}, aber die zahlreichen Cyklen zu verdankenden pollaplostemonen Blüthen von Ranunculaceen und Rosaceen als A ∞, die Adelphien durch das Verwachsungszeichen, z. B. *Ononis* A $(5 + 5)$. —

Synandrie und Syngenesie. — Die wahre Verwachsung erstreckt sich

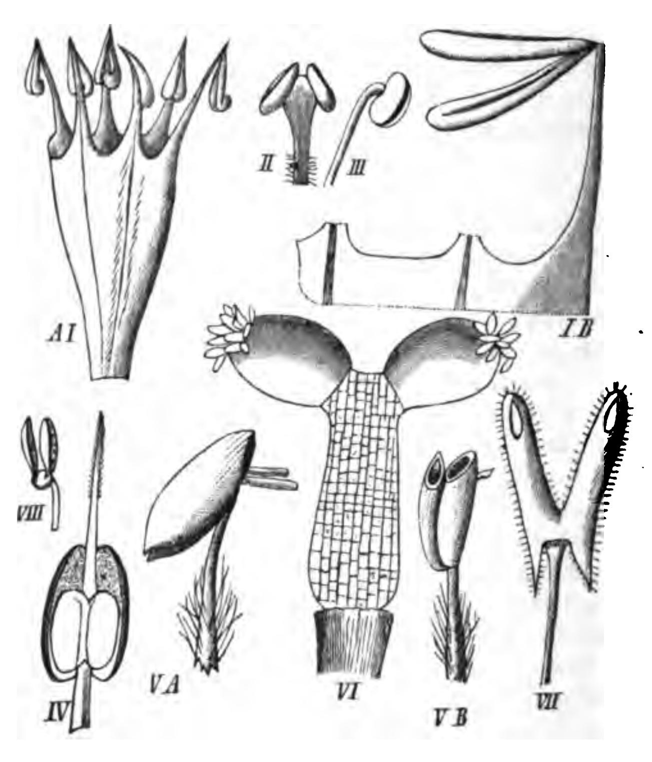
nur auf die Filamente; am innigsten kann dieselbe w
des weiblichen Sexualorgans entbehren, und so entstel
Synandrien der Araceen (s. Fig. 28, II S), bei denen d
oben verbreiterten, Antheren tragenden Staminalsäule
wachsungen zeigen die männlichen Blüthen der Cucur
einen eigenthümlichen Umbildungsprozess der Anther
Zahl der in das Synandrium als verwachsene Primordie
nicht klar zu Tage tritt.

Zuweilen verschmelzen die Antheren der Stamin
synantherisch oder syngenesisch nennt; dieses Z
bleibenden Filamenten entspricht nicht einer regulären
mehr nur durch Druck auf die schwellenden Anther
Corollentubus bewirkt, und es hält daher nicht schw
Staminen von einander völlig zu trennen. Bei vielen
letztere als Familiencharakter gelten, findet eine solc
der Blüthezeit von selbst statt, bei manchen tritt sie
Blüthe ein, nachdem kaum ein loser Zusammenhang
und die Lobeliaceen gehören zu den Syngenesisten und
an ihren Staminen.

Abortirende Staminalbildungen. — Es ist nu
Stamens weiter zu erörtern, und wir haben anzuknüpfen
was in der Befruchtungslehre (pag. 674 und 687) über Ba
reifung des Stamens gesagt wurde; darnach waren die i
desselben das Filament, Connectiv, die Anthere und P
keine wesentliche Bedeutung und geht daher in manc
loren (Stamina sessilia in Figur 30, St.) zumal in g
wenigsten kann der Pollen entbehrt werden. Dennoc
ohne denselben vor in scheinbar monoclinen, in Wirkli
diclinen Blüthen, wo das weibliche Geschlecht auf K
so stärker entwickelt ist. Kommen solche der Pollenkör
in ihrer Gestalt den fruchtbaren Staminen der männl
fast gleich, haben sie besonders eine kleine (inhaltslo
Körnchen erfüllte) Anthere entwickelt, so bezeichnet m
die Anthere in ihrer charakteristischen Ausbildung, als
hoch entwickeltes, durch Chorise zu einem Bündel ge
von *Parnassia*; auch sonst können Staminodien Verhä
für die Staminen entwickelt habe, und sogar Verwac
Araceen), welche Synandrodien genannt werden.

Bau der Anthere. — Die Form der Antheren
in umstehender Fig. 33 dargestellten Typen erkannt
nung entbehrt besonders zu erwähnender Prinzipien. A
ausserdem nur noch die Antherae sigmoïdeae oder
ceen, so benannt nach der Σ-ähnlichen Form, welc
Gattungen so verschmelzen, dass es schwer ist, das e
erkennen. — Die hier (Fig. 33) dargestellten Antheren
entwickelt, als sie beide Hälften symmetrisch gleich zei
(Teucrium) sind beide vorhanden und nur durch ein ei
verdeckt. Es giebt aber auch Antheren, denen die ei
(z. B. *Canna)*, und in diesem Fall nennt man sie A.

theca; aber auch ohne einen solchen Abortus, der sich aus der einseitigen schiefen Lage der halben Anthere zu erkennen giebt, kann eine Anthere mit nur einer einzigen Ritze sich öffnen und dadurch einfächerig erscheinen (bei Malvaceen, gewissen Labiaten), und heisst dann unilocularis. Aus der früheren Betrachtung (pag. 674), wissen wir, dass die Antheren ursprünglich dithecisch und also vierfächerig sind, weil jede Theca durch eine Scheidewand wiederum halbirt ist; wenn wir trotzdem die meisten Antheren mit nur zwei Oeffnungen aufspringen sehen (vergl. Fig. 33, I B, II, IV, V, VII, VIII), so rührt dies nur daher, dass die zu je einer Theca gehörigen Fächer durch Ablösung der Aussenwand an derselben Stelle, und zwar da, wo die Scheidewand an die Aussenwand grenzt, einen gemeinsamen Ausweg bekommen, um die Pollenkörner austreten zu lassen; daher erscheinen die aufspringenden und aufgesprungenen Antheren meistens zweifächerig, vierfächerig nämlich nur dann, wenn jedes der ursprünglich vorhandenen Fächer seinen eigenen Ausweg für den Pollen bekommt.



(B. 167.) Fig. 33.

Staminalbildungen. IA Monodelphisches Androeceum von *Geonoma Schottiana*, MART., IB ein einzelnes Stamen und ein Stück vom Tubus; II. Stamen von *Physostegia virginiana*, BENTH., III von *Teucrium Marum*, L; IV. von *Anisoptera lanecolata*, WALP., im aufgesprungenen Zustande; VA von *Arbutus Unedo*, L., seitlich gesehen, VB von vorn; VI von *Euphorbia splendens*, L., terminales (die ganze Blüthe constituirendes) Stamen auf der Spitze des Pedicellus, Pollen an der Spitze ausschüttend; VII. von *Simochilus barbiger*, KL.; VIII. von *Roridula dentata*, L, von vorn gesehen.

Dieser Ausweg besteht gewöhnlich in einer longitudinalen Spalte, seltener in Gipfelporen (Fig. 33, V und VII); beide Antherenthecen bekommen durch eine Verkürzung des Connectivs zuweilen eine einzige, gemeinschaftliche »Rima verticalis« (Fig. III); sehr selten ist das Aufspringen mit Klappen (Valvae). Normaler Weise neigen sich die Ritzen und Klappen dem Centrum der Blüthe zu (Dehiscentia introrsa), seltener von demselben ab (D. extrorsa).

Insertion der Anthere. — Das Connectiv ist nicht immer der Regel entsprechend zwischen den beiden Antherenhälften von der Basis bis zur Spitze entwickelt, in welchem Fall man die Anthere eine A. adnata nennt; es trägt die Anthere oft nur an einer kleinen Stelle, an einem Punkte bisweilen, und je nachdem es die Anthere an der Basis aufrecht (Fig. 33, VII), oder auf seiner Mitte balancirend (Anth. incumbens oder versatilis, s. Figur 16,

Stamen von *Hymenocallis)* oder an der Spitze hängend bezeichnet man die Insertion der Anthere als basifix, do: Mannigfache Verschiedenheiten werden nun ausserdem du modificationen gerade des Connectivs in der wesentlichen Ge hervorgerufen, von denen ein Theil aus Fig. 33 ersichtlich (in II.) das unten breitere Connectiv die Thecen nach oben so dass bei zunehmender Convergenz endlich ein Zusammenst fliessen derselben (in III) eintritt; im Gegentheil kann es Thecen mit der schmalen Seite eine Divergenz derselben es kann als dünner Punkt ausgebildet die Thecen frei, gew Filamentspitze hängen lassen (I), oder dieselben auf se wordenen Spitze aufrecht tragen (VIII); es kann endlich zu verlängert die Anthere weit überragen (in IV), oder auf die beschränkt sein (VII). Ist die Anthere incumbirend, so hä der Spitze und Basis niemals fest zusammen, und sie ist dadu unten sagittirt. Dazu kommt noch, dass nicht selten Antheren mit Wimperanhängseln, Spornen und Haaren b so dass dadurch auch das einzelne Stamen in gewi charakteristische Gestalt erhalten kann, dass dieselbe m Charakteren einer Blüthe gerechnet werden müssen.

Pollen. — Ueber die Entstehung der Pollenkörner tetraëdrischer Form ist schon oben das Nöthige gesagt wo Entstehung der Pollinarien, resp. der Massulae von Pollenkörn dadurch gut charakterisirten Familien und Gattungen. Es i dass Familiencharaktere ausser in der mit der Entstehungsw den Grundform noch vielfach in Eigenthümlichkeiten der welche mit Stacheln, Leisten, warzenförmigen Hervorragu Zeichnungen besetzt sein kann; so sind z. B. die Pollenkö stachlig.

Kapitel 5.

Specialmorphologie von Gynaeceum und

Abortus, Stellung, Zahl und Insertion der Ova oben darauf hingewiesen, dass man niemals bei den m suchungen über die Früchte deren Entstehung aus den Blü dürfe, und aus diesem Grunde sollen beide gemeinschaft werden.

Da schon in dem Abschnitt über die Sexualität die weichungen der Gymnospermen von dem Gynaecealbau der gehoben sind, so soll auch bei den jetzt folgenden genaue an letztere gedacht werden, sofern nicht die ersteren sind. —

Sterile Ovarien, d. h. solche ohne empfängnissfähige sich nicht selten in diclinen männlichen Blüthen, von einer nahe kommenden Grösse bis zu als Spuren sich zeigender wollen dieselben Germinodien, die sich etwa an ihnen f Gestalt eines Stylus Stylodien nennen. ENGLER hat dafü

lodia« vorgeschlagen, den ich nur aus dem Grunde nicht adoptire, weil ich überhaupt den Ausdruck »Pistill« aus der Terminologie des Gynaeceums ausgeschlossen habe.

Das **Gynaeceum** bildet in allen Fällen den Abschluss nicht allein der Blüthe, sondern auch des ganzen dazu verwendeten Sprosses; niemals kommt es vor, dass ein Ovarium seitlich steht und noch über sich, höher am Scheitel, ein anders functionirendes Organ hat; es giebt wol terminale Staminen, aber nur dann, wenn von dem Gynaeceum auch nicht ein Rudiment vorhanden ist; giebt es ein solches, so steht dieses im Scheitel des Blüthensprosses.

Die einzige Ausnahme, die das Phanerogamenreich von diesem Gesetz aufzuweisen hat, bildet die Gattung *Cycas*; hier entwickeln sich nämlich die Samenknospen-tragenden Phyllome, d. h. die Ovarien, als den Laubblättern sehr ähnliche Gebilde in acropetaler Reihenfolge mit diesen an derselben Hauptachse, so dass letztere zugleich vegetative und sexuell-reproductive Organe trägt; sie entwickelt auf die Ovarien folgende Laubblätter gerade so, als wenn die Ovarien normale Laubblätter wären, und dadurch wird ein klarer Hinweis auf den wahren Werth der Ovarien als Phyllome gegeben. Die Samenknospen entstehen an diesen als seitliche Hervorsprossungen: als Placenta functionirt ein fiederig ausstrahlender Fibrovasalstrang, da die Ovarien der Cycadeen bekanntlich offen sind und also eine aus Randverwachsung entstandene Placenta nicht haben können.

Die Zahlenverhältnisse in den Ovarien stimmen in der Mehrzahl der Blüthen nicht mit denen der vorhergegangenen Perianthiumblätter und Staminen überein; bei weitem in den meisten Fällen ist sie bedeutend reducirt, oft bis auf die Einzahl. Gewisse Gruppen des Systems zeigen mit grosser Constanz den Blüthennumerus auch in den, alsdann meist unter einander verwachsenen Ovarien an, wie z. B. eine sehr grosse Zahl untereinander verwandter monocotyledoner Familien ein trimeres Germen haben. Die nicht verwachsenen Ovarien sind seltener in gleicher Weise regelmässig geordnet; als vorzüglichstes Beispiel für Durchführung desselben Blüthennumerus in zwei Perianthium-, zwei Staminal- und einen Ovarial-Cyklus mag die Familie der Crassulaceen dienen. Nur wenige Familien haben eine nicht regelmässig bestimmte, sehr grosse Zahl von Ovarien, und dann meistens unverwachsen. —

Als terminales Gebilde sitzt das Gynaeceum in einer sehr variablen Zahl von Phyllomen in der Regel der Torusspitze auf, oder, falls es als Germen inferum in die Achse eingesenkt sein sollte, bildet es wenigstens dessen entwicklungsgeschichtliche Spitze. In seltenen Fällen aber vermag sich der Torus vor der Erzeugung des Germens zu einem stielartigen Internodium zu verschmälern, und so entsteht das **Germen stipitatum** (z. B. der Cappárideen) mit seinem **Gynophorum** benannten Stiele.

Unterscheidende Merkmale; Gleichheit in Blüthe und Frucht. — Sehen wir von solchen Einzelerscheinungen in der Gestaltung der weiblichen Cyklen ab, so kommen bei ihrer Morphologie folgende Hauptpunkte in Betracht:

1. die Verwachsungen der Ovarien untereinander;
2. die Placentation im Germen zum Tragen der Samenknospen;
3. die Structur und die Orientirung der Samenknospen im Germen, und deren Zahl.

Diese Punkte haben gleiche Gültigkeit für Gynaeceum wie für Frucht, so dass trotz der im Entwicklungszustande der letzteren stattfindenden Veränderungen und Auswachsungen mancherlei Art doch innerhalb gewisser, näher zu definirender Grenzen der Typus des Gynaeceums zugleich auch der Frucht eine sichere Form vorschreibt; der letzteren stehen eben nur verschiedene Arten des Weiter-

wachsens zu Gebote, sie kann gewisse Schichten verholz
werden lassen, sie kann auch das Auswachsen mancher der
knospen verhindern, kann aber nichts an dem wesentliche
ist auch in der Form des Samens von der in der Blüthe
knospe so abhängig, dass man dieselbe nur auf die letztere
stellen kann. In den älteren Lehrbüchern ist leider diese ei
geschichtliche Thatsache zu sehr verkannt (obgleich sie s
oder zu wenig zum leitenden Gesichtspunkte gemacht. —
dann für sich noch die Bildung von Stylus und Stigma, die a
entbehrlich dort völlig abgeworfen sind oder sich nur noch
mit herübergenommenen Resten vorfinden.

Verwachsungen. — Im ganzen Reich der Angiosperm
lose Gesetz, dass jedes Ovarium eine Verwachsung zeigt,
rollung seiner beiden, ursprünglich als getrennt sich vorzust
Verwachsung an dieser Sutur, oder durch Verwachsung von
seinen in demselben Cyklus stehenden Nachbar-Ovarien; di
aber eine in den frühesten Entwicklungszuständen der Blüth
ursprüngliche.

Ob eine Verwachsung zwischen den benachbarten Ovarien eintritt
trennt bleiben, lässt sich zum Theil schon aus dem Grundplan der Bl
ständlich kann ein einzelnes, das ganze Gynaeceum constituirende Ov
verwachsen. Bei mehreren Ovarien ist eine Verwachsung unter einander
dieselben in einem, oder höchstens in zwei alternirenden Cyklen eng ne
sind; in den meisten Fällen existirt nur ein, oft sogar an Zahl gegen
sehr reducirter Ovarialcyklus, und für diesen sind die Bedingungen zum
sehr günstig; bei *Butomus* aber (als Beispiel) haben wir zwei alternirend
sich aber so fest aneinander schliessen, als gehörten sie zu einem ei
aphanocyklisch und entwickelt sie eine grosse Zahl von Ovarien in a
decken diese einzeln den Torusgipfel und können nicht in Verwachsu
Ranunculaceen und Dryadaceen. Im Gegensatz dazu sind im echten
Ovarien verwachsen, und es giebt auch wol kein solches, in dem nicht
verbunden wären. Allerdings schreibt man *Rosa* und ähnlichen Blüth
inferum zu, und dennoch sind in demselben die Ovarien völlig unverwa
inferum ist nichts anderes als der zu tiefer Höhlung ausgewachsene To
neigend Kelche, Corolle und Staminen inserirt und nun in seiner unte
lich seine Spitze ist) die Ovarien frei entwickelt.

Man nennt die freien, getrennten Ovarien, welche nicht
verwachsen sind, sondern das Germen in sich selbst ausbi
anderen dagegen syncarp. Auch hier giebt es natürlich wi
hemiapocarpe und hemisyncarpe Ovarien, in denen n
Germens in feste Verwachsung getreten ist, während de
einzelnen Germens frei ist (z. B. bei Crassulaceen). Es ist
dass Stylus und Stigmen bei dieser Verwachsung sonderb
beachtet werden; ist der »Germen« genannte Theil, d. h.
enthaltende Bauchtheil eines Ovariums, mit den oder dem
verwachsen, so spricht man von syncarpen Ovarien, wenn
Ovarium zugehörende Stylus mit seinen Nachbaren durchaus
obgleich dann nur das Germen thatsächlich syncarp ist.
aller Strenge zu betonen, dass im Ovarialcyklus im Punkte d
allen Ovarien die grösste Gleichheit herrscht; entweder ve

einziges zusammengesetztes Germen, oder sie bleiben alle getrennt. Was hier von den Ovarien gesagt ist, gilt ebenso von den Carpellen; im allgemeinen gehen aus apocarpen Ovarien apocarpe Carpelle, aus einem syncarpen Germen ein syncarpes Pericarp hervor, und nur selten können die Wachsthumsmodalitäten der reifenden Frucht daran ein wenig ändern, indem sie eine geringe Syncarpie vergrössern oder eine bedeutende herabsetzen; der Typus bleibt erhalten, wenngleich einige Ausnahmen scheinbar dagegen sprechen.

So bemerkt man z. B. bei den Asclepiadeen und Apocynaceen ein scheinbar syncarpes aus zwei Ovarien gebildetes Germen, dagegen in der Frucht zwei apocarpe Carpelle. Der Grund dafür liegt aber darin, dass die Syncarpie im Germen nur durch das gemeinsam von beiden ausgebildete mächtige Stigma bewirkt wird, welches nach der Befruchtung nicht erhalten bleibt; alsdann kann die auch im Untertheil der Ovarien schon zur Blüthezeit vorhandene Neigung zum divergenten Auswachsen beider während der Fruchtreife zur Geltung gelangen.

Placentation. — Neben der Verwachsung der Ovarien spielt für die Morphologie des Gynaeceums die wichtigste Rolle die Art und Weise der Placentation. Die Placenten sind, wie oben bemerkt wurde, zunächst als die Suturalwülste der Ovarien anzusehen und sind daher doppelt, d. h. aus zwei nebeneinander herlaufenden Linien gebildet, wenn sie in reiner Natur auftreten; der Fibrovasalstränge entbehren sie niemals, sondern besitzen oft stärkere Stränge als der Mittelnerv der betreffenden Ovarien selbst, da sie bei einer grösseren Zahl von nicht zu kleinen Samenknospen eine grosse Zahl von Partialsträngen an diese abzugeben haben. Bei den apocarpen Ovarien findet sich die Placenta immer an der Innenseite der durch die eingeschlagenen und verwachsenen Ränder gebildeten Sutur, und es fragt sich höchstens, wie hoch die eigentliche, Samenknospen tragende Placenta im Germen in die Höhe steigt; bei manchen Pflanzen nämlich ist sie so verkürzt, dass man sie kaum als zum Rande gehörig betrachten möchte.

Viel schwieriger und complicirter werden nun die Verhältnisse im syncarpen Germen, und zwar lassen sich alle, mannigfaltig wechselnden Fälle auf drei Haupttypen reduciren: nämlich

a) Placentation parietal; keine Dissepimente; Germen unilocular.
b) Placentation durch einspringende Dissepimente central; Germen plurilocular.
c) Placentation frei central; Germen unilocular.

a) Bei der parietalen Placentation gehen die nebeneinander stehenden Ränder von je zwei Ovarien eine vollständige Verwachsung ein, und dort entsteht die Placenta als Doppelleiste; die Samenknospen ragen daher von der Wand dem Centrum des Germens zugekehrt in das Innere hinein. Einfache Beispiele der Art zeigen die *Viola-*, *Drosera-*, *Helianthemum*-Arten, etc. — Dieses einfache Verhalten wird nur durch eine zuweilen auftretende Modification etwas gestört: es können nämlich die Placenten ein bedeutendes Stück in das Innere vorspringen und, eine jede an einer dünnen Lamelle getragen, so weit vordringen, dass sie ihre Hauptmasse nahe dem Centrum entwickeln und dort die Samenknospen vom Centrum aus nach aussen hin richten, weil die Mitte selbst ihnen keinen Platz mehr bietet. (Sehr schöne Beispiele dieser Art bieten gewisse Arten von *Hypericum*, namentlich *Androsaemum*). Ein Querschnitt durch ein solches Germen sieht dann einem mehrfächerigen mit centraler Placentation ungemein ähnlich und gleicht fast genau der Ansicht Fig. 34, D, sobald man dort die eingeschlagenen und kurz in das Innere vorspringenden verwachsenen Ränder mit den Placenten

selbst in ein Stück verschmolzen denkt. Aber der wesen
diese Placentation sich immer als parietale zu erkennen g
das Centrum des Germens dabei hohl ist, während es bei
im Centrum eine solide axile Säule hat; ferner liegen die
ten alsdann locker im Centrum an einander und lassen sic
trennen, ohne dass ein Zerreissen nothwendig wäre, und e
schlagenen, vorspringenden Lamellen nur die Verbindungs
Aussenwand und den Placenten; da sie aber echten Sche
pimenta) ähnlich sehen, so nennt man sie unvollständi

Nicht selten kommen in einer einheitlichen Gattung Arten mit e
mit weit gegen das Centrum vorspringenden Placenten, also Arten ohn
Scheidewänden zusammen vor; dagegen liegen in dem Unterschied
centraler Placentation mit echten Scheidewänden in der Regel Fam
Man sieht daher, dass die strenge Unterscheidung der Grundtypen hie
ist; man findet aber vielfach gegen dieselbe in systematischen Handb
echte Dissepimente mit echten verwechselt.

b) Diese Modification der parietalen Placentation zeig
einen deutlichen Uebergang zu der Abtheilung b. Denker
Placenten-tragende Lamelle noch weiter gegen das Centrur
zwar so weit, bis eine Berührung mit den übrigen, ebenso
trum vorspringenden Placenten eintritt, und alle alsdann zu
körper, welcher als Säule vom Grunde des Germen bis zu
verschmelzen, so haben wir die centrale Placentation eines
mit echten, vollständigen Dissepimenten, zwischen welch
an der axilen Säule stehen.

Fig. 34 zeigt zwar eine centrale Placentation, aber einen ungewöhnlichen Fall derselben, um auseinander zu setzen, dass die Querschnittsansichten, welche man von Centralplacenten herzustellen pflegt, je nach der Höhe, in der sie geführt sind, ein sehr wechselvolles Bild geben können; thatsächlich würde dies schon zu vielen Verwirrungen in der descriptiven Botanik geführt haben, wenn nicht der Gebrauch herrschend geworden wäre, die Querschnitte mitten durch das Germen hindurch zu legen.

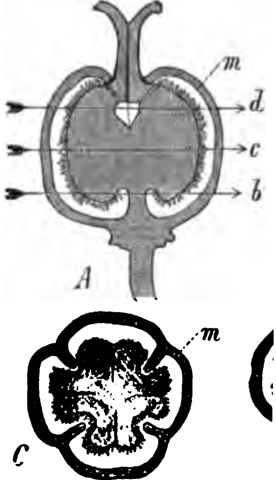
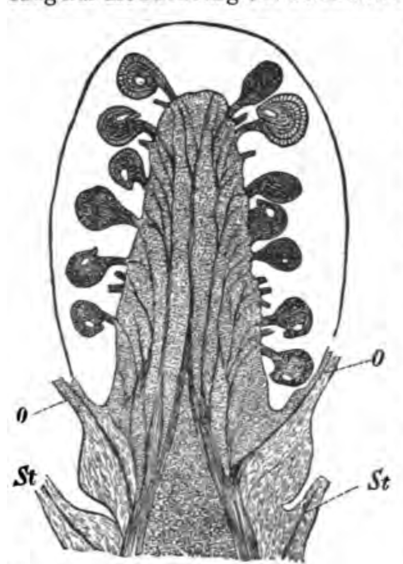


Fig.
Verschiedene Ansichten de
Hypopitys mit centraler I
Längsschnitt, welcher nicht
hat; m die Wandung der
schnitt in der Höhe und
führt; C ein mittlerer Que
in der Höhe der L

c) Fallen nun die eben besprochenen Dissepimente fort, so bleibt die axile Gewebsmasse mit den zusammengesetzten Placenten frei stehen, und wir haben die »Placenta centralis libera«.

Die nebenstehende Figur (s. folg. Seite) erläutert dieselbe, und man wird die Aehnlichkeit mit der vorigen Figur von *Monotropa* u

mal auf dem Längsschnitt; denn dieser enthüllt nur unter gewissen Voraussetzungen in Bezug auf die Richtung des Schnittes das Vorhandensein von Dissepimenten. Letztere kommen nun in manchen Germenbildungen an der Basis vor, hören aber in der unteren Partie der Höhlung auf und erstrecken sich nicht weiter nach oben, so dass dort die Centralplacenta frei, unten aber nicht frei ist; Fig. 34 zeigt schon etwas Aehnliches, ein merkliches Zurücktreten der Dissepimentbildungen in der oberen Region, und noch bekannter ist dies Verhalten von einigen *Silene*-Arten. Nicht allein überbrücken dieselben die Kluft zwischen beiden Charakterformen von Placenten, sondern, und dies ist das wichtigere, sie lehren uns auch den Rang der freien Centralplacenta verstehen. Man könnte geneigt sein, zu glauben, dass die Blüthenachse selbst in die axile Placenta ausliefe, und dies wird durch den Augenschein Fig. 35 ausserordentlich bestärkt. Alsdann würden, und zwar bei oft nahe verwandten Pflanzen, die Samenknospen im letzteren Falle axilen Ursprungs, bei parietaler Placentation aber unstreitig blattbürtig sein. Wenn man dies zugiebt, so gesteht man damit ein, dass die Unterscheidung zwischen Caulomen und Phyllomen in der Blüthe ihren Werth verliere, und dies würde eine Meinung verstärken, die schon bei Gelegenheit der terminalen Staminen (von *Euphorbia* und *Cyclanthera)* angeführt wurde. Man kann aber, auf den Uebergängen bauend, welche von der unzweideutigen parietalen Placentation zu der axilen mit und ohne Dissepimente hinüberführen, und welche verhindern, dass man eine scharfe Grenze zwischen der einen und anderen Bildung ziehen kann, mit Celakovsky, Warming u. A. annehmen, dass auch die Sohle der Ovarien im Grunde des Germen und auf der eigentlichen Torusspitze gelegen mit zu den Ovarien selbst gehöre, und dass eine hier entspringende Centralplacenta ebenfalls blattbürtig sei. Man kann nicht erwarten, diese Meinung durch die Anatomie und Entwicklungsgeschichte bewiesen zu finden; denn bei der continuirlichen Entwicklung der ganzen Blüthe müssen die einzelnen Theile innig zusammenhängen, und es ist kein Grund vorhanden, dass die hypothetische Torusspitze von der Centralplacenta durch ein besonderes Merkmal geschieden sei; auch ist diese Meinung nicht im Stande, die wirklich vorhandenen Unterschiede zu verringern oder in ihrer Bedeutung herabzusetzen; nur soll sie davor bewahren, bei der Freiheit, die die Blüthenmorphologie gegenüber den einfacheren Verhältnissen der vegetativen Region annimmt, die in der Deutung der Placenten bisher befolgte Richtschnur ohne Weiteres aufzugeben.



(B. 169.) Fig. 35.

Längsschnitt durch die freie Centralplacenta von *Agrostemma coronaria*, 10 fach vergr. St zwei abgeschnittene Staminen; O die Ovarien, gleichfalls abgeschnitten, mit angedeuteter Innenbegrenzung rings um die Placenta, in welcher die Fibrovasalstränge zu den campylotropen Samenknospen laufen.

Morphologischer Werth der Centralplacenta. — Ein besonderer Grund war noch von gewissen Seiten gegen die blattbürtige Natur der freien Centralplacenta in den Vordergrund gestellt, der nämlich, dass dieselbe in gewissen

Familien (Primulaceen!) nicht einmal mehr in der Zusammensetzung eine mit der anzunehmenden Zahl von Ovarien entsprechende Zahl zeige. Bei der freien Placenta der Silenen nämlich entwickeln sich die Samenknospen daran in Längsreihen, welche an Zahl mit den Stylen, resp. einzelnen verwachsenen Ovarien correspondiren; aber bei den Primulaceen stehen dieselben in continuirlicher Spirale. Aber A. Braun hat an einem Gebilde ganz anderer Art gezeigt, dass auch verwachsene Phyllome continuirliche Spiralen erzeugen können so gut als Achsen selbst.

Figur 36 zeigt das dick-fleischige Germen einer Palme, deren Früchte mit einem starken Schuppenpanzer umkleidet sind. Letzterer entwickelt sich aus acrofugalen Emergenzen (siehe oben pag. 634), und zwar sind dieselben am jugendlichen Gynaeceum schon sichtbar, zeigen sich vollkommen indifferent gegen die Verwachsungslinien der Ovarien; Fig. 36 I zeigt die Anordnung rings um die eigentliche Gewebsmasse derselben; die Ovarien sind allerdings so innig verwachsen, dass nur die drei Fächer und die Anordnung der Fibrovasalstränge in der Säule deren Zusammenwachsung aus drei Primordien verräth; allein A. Braun's Schluss ist vollkommen berechtigt, dass die spiralige Anordnung der Samenknospen auf der freien Centralplacenta der Primulaceen ebenso gut als auf einem durch Verwachsung entstandenen Gebilde gedeutet werden könne, wie es bei der Emergenzbildung der schuppenfrüchtigen Palmen thatsächlich vorliegt. Wenn man daher 5 Ovarien für das Gynaeceum der Primulaceen annimmt, (es ist dies eine der wenigen Familien, in denen man über die Zahl derselben nicht sicher urtheilen kann), so darf man ebenso die Placenta als aus 5 uranfänglich verschmolzenen Stücken entstanden betrachten. — Nebenbei sei bemerkt, dass auch bei vielen anderen Pflanzen die Placenten, sogar parietale, bei sehr dichter Stellung der Samenknospen dieselben, so weit es überhaupt der Raum gestattet, in Spiralen nach Orthostichen und Schrägzeilen anordnen. — In diesem letzten und in ähnlichen Fällen kann nun allerdings noch die sehr schwierig zu entscheidende Frage entstehen, ob nicht die Placenten einen fünften, selbständigen und mit den eigentlichen Ovarien alternirenden Cyklus vorstellen könnten, und diese Frage wird durch manche entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen scheinbar bestätigt auch für solche Fälle, wo keine freie Centralplacenta vorhanden ist. Es ist schon oben auf zwei solcher Momente hingewiesen, dass nämlich bei *Parnassia* das Auftreten der Placenten in der jungen Blüthenknospe ein ganz selbständiges ist, dass sich dieselben erst später an den Ring-

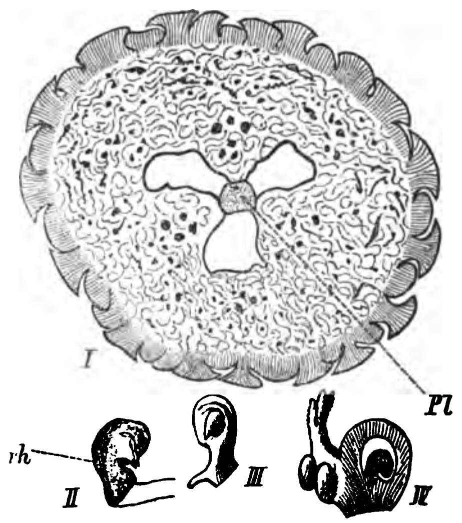


Fig. 36. (B. 170.)

Germen von *Mauritia flexuosa*, L., im Querschnitt (I); Pl Placenta; die 3 Samenknospen sind herausgenommen; im Gewebe der Ovarien treten die Median- und Suturalnerven als stärkere Gruppen von Fibrovasalsträngen hervor, und nach aussen gliedern sich die Panzerschuppen ab. II u. III. Samenknospen, schräg von der Seite und von vorn, II auf dem Placentarfuss, rh. Rhaphe. IV. Germen von *Ceroxylon Andicola* Humb., dreifächerig mit 2 sterilen Fächern, das fruchtbare aufgeschnitten um die Samenknospe zu zeigen (5fach vergr.)

wall der Placenten anlehnen und selbständig die Stigmen bilden; ferner ist das Verhalten von *Hydrocharis* geschildert. Allein auch für diese Fälle kann die Idee zur Erklärung dienen, dass das von dem Ovarium ringförmig umschlossene Ende des Torus als zu den Ovarien organisch hinzugehörig zu betrachten sei, und dass nur durch allmählich in der äusseren Erscheinungsweise gelockertes Entwickeln beider eine Form erzielt werde, welche mit der ursprünglichen wenig Aehnlichkeit habe. Man kann um so unbedenklicher solche Meinungen zur Erklärung benutzen, als es ähnliche in der Sexualitätslehre der Phanerogamen giebt, welche gleichfalls bestimmte Erscheinungen in einem anderen Lichte auftreten lassen, sobald sie einheitlich mit den Kryptogamen gedeutet werden. So stellt man ja als Unterschied zwischen den Archegoniaten und Phanerogamen hin, dass erstere einen Generationswechsel haben, letztere nicht; bei genauerer Betrachtung sieht man nun, dass in den Archegoniaten von den unteren Familien zu den oberen hin eine immer kürzer lebende Geschlechtsgeneration auftritt, die bei den Rhizocarpeen (siehe SADEBECK, pag. 147 u. f. dies. Encyklop.) die kürzeste Zeit dauert und nur rudimentäre Prothallien erzeugt. Bei der Befruchtung der Gymnospermen (siehe oben pag. 686 und 691) sind nun die morphologischen Beziehungen zu den Sexualorganen der letzteren so gross, dass man auch den Generationswechsel noch in verschwindender Abnahme nachweisen kann, nur mit dem Unterschiede, dass er sich auf der einheitlichen Pflanze selbst vollzieht und dann noch nach der Entwicklung des Embryos durch eine Samenruhe unterbrochen wird; aber sogar die letztere ist nicht mehr vorhanden bei jenem schönen, von WARMING entdeckten Verhalten der Ceratozamien, welche ihre Embryonen erst nach dem Abfallen der befruchteten Samen in der Erde ausbilden und alsbald mit dessen Weiterentwicklung zur vegetativen Pflanze fortfahren. — Obgleich also, so können wir resumiren, in allen solchen Fällen eine durchaus andere Erscheinungsform vorhanden ist, welche wir benutzen können und müssen, um in bestimmter Weise die gebildeten, und uns auffällig hervortretenden Gruppen zu charakterisiren und zu einem natürlichen Systeme zusammenzufassen, so kann doch die comparative Morphologie mit vollem Recht die Verbindungen construiren und zeigen, dass die Differenzen in Wirklichkeit nicht so gross sind, als man zuerst glauben könnte. Die Freiheit der Ausbildung mit Umgehung der Form, die wir als die ursprüngliche betrachten müssen (wie also das Ausbilden von Placenten scheinbar als selbständigen Cyklus, während sie ursprünglich am Rande der Ovarien und als deren Theil auftreten) in den Sexualorganen zu erklären ist allerdings sehr viel schwieriger, als in der vegetativen Region, wo wir in der Nothwendigkeit, die äussere Form den Wachsthumsmöglichkeiten anzupassen, eine nie zu erschöpfende Quelle für diese Erklärungen finden. Aber sie ist Thatsache und muss als solche aufgefasst und in voller Ausdehnung anerkannt werden; weshalb sie vorhanden ist, mag aus biologischen Untersuchungen dereinst hervorgehen.

Bildung von Stylus und Stigma. Nicht unwichtige Charaktere sind für die natürlichen Gruppen der Phanerogamen noch verborgen und erst zum geringsten Theile untersucht in der Betheiligung der Placenten an der Bildung von Stylus und Stigma. Es kommen in dieser Beziehung folgende drei Grundtypen vor: Stylus und Stigma gehen aus dem Germen (worunter ich also nur den umschliessenden Theil der Ovarien verstehe) allein hervor, oder aus Germen und Placenten gemeinschaftlich, so dass ersteres die äusseren Zellschichten, letztere die inneren mit Fibrovasalsträngen und besonders der Tela conductoria liefern, oder endlich aus den Placenten allein. Der erste Fall tritt klar hervor bei den

meisten mit freier Centralplacenta versehenen Familien, wo die Placenta in der Regel nur mit einem dünnen und fadenförmigen Spitzchen ausläuft, um dadurch mit der längeren Tela conductoria im Stylus in Verbindung zu treten (Primulaceen!); der zweite Fall ist wohl der häufigste im Angiospermenreich, und der dritte kommt häufig vor bei Blüthen mit gefächertem Germen und centraler Placenta, oder bei wandständigen aber mit unvollständigen Dissepimenten weil in das Centrum vorspringenden Placenten; er ist in Fig. 34 A abgebildet; am bekanntesten ist er aber von der Familie der Cruciferen, wo er sich durch die Stellung der Stigmen in Alternanz mit den beiden Medianen der Ovarien leicht kenntlich macht.

Es ist für die Blüthenmorphologie von grosser Wichtigkeit, in dem Falle, dass die Ovarien syncarp sind, in dem oft ganz homogen gebildeten Germen die Zahl der dasselbe zusammensetzenden Ovarien zu erfahren. In der Regel giebt es sehr einfache Mittel dazu, die sich ergänzen und von denen gewöhnlich eins in der Blüthe leicht anwendbar ist; diese bestehen in der Untersuchung der am Germen parietal ansitzenden Placenten, oder in der Zahl der Fächer, oder der Styli oder Stigmen oder wenigstens der Randtheilungen des Stigmas, dazu kommt zur Ergänzung das Aufspringen der Früchte in den Fällen, wo die Verwachsungszahl sich an dem Gynaeceum nicht gut erkennen lässt. — Dass die Zahl der Placenten direct die der Ovarien angiebt, und dass sie sich bei parietaler Befestigungsweise am besten zu erkennen giebt, versteht sich aus deren Entwicklung; aus demselben Grunde entspricht auch die Zahl der Loculi (Fächer) direkt der der verwachsenen Ovarien, welche man sonst kaum von einander würde unterscheiden können (vergl. Fig. 36). Nicht immer ist ein eng verwachsenes Germen so symmetrisch gebaut, wie Figur 36 I von *Mauritia* zeigt; es pflegt dies nur dann der Fall zu sein, wenn jedes Fach völlig gleichwerthig mit Placenta und einer bestimmten gleichen Zahl von Samenknospen (bei *Mauritia* je eine) ausgerüstet ist. Viele Gynaeceen aber lassen einen Theil der typisch in ihnen vorhandenen Ovarien theilweise abortiren, wie es Fig. 36 IV von *Ceroxylon* zeigt; diese Palme hat wie die vorige ein trimeres Germen, aber zwei der Ovarien sind nur zu kleinen Höckern entwickelt und bergen keine Samenknospe in ihrem Innern, während das dritte allein mächtig entwickelt ist und die Samenknospe zum Samen ausbildet; aber auch hier zeigt sich der Stylus als aus einer Dreizahl zusammengesetzt und entwickelt an seiner Spitze 3 Stigmen; ja bei *Geonoma* ist von den drei Ovarien nur ein einziges überhaupt zu sehen (die Buckel links an Fig. 36 IV sind dort verschwunden), und dennoch zeigt der an der Basis angeheftete Stylus durch drei Furchen das trimere Gynaeceum an und entwickelt an seiner Spitze drei gleich grosse Stigmen; und dasselbe findet im Germen der *Areca*-Palmen statt, wo aber die drei Stigmen apical stehen, während man von den Loculis nur ein einziges entwickelt und die zwei übrigen nur angedeutet findet. Dies eben Hervorgehobene soll uns nur darüber belehren, dass beim Abortiren eines Theils der fruchtbaren Ovarien die typische Zahl in der Regel noch durch den Stylus, respective durch die Stigmen klar gelegt wird, und wenn man daher in gewissen Familien, wie z. B. den Compositen und Chenopodiaceen, nur eine einzige terminal stehende Samenknospe, keine Fachbildung im Germen und sonst kein Zeichen einer Zusammensetzung, wohl aber auf demselben zwei Stigmen oder einen zweispaltigen Stylus findet, oder gar bei *Statice* (Fig. 26, Diagramm) eine Samenknospe im Germen und 5 Styli auf demselben, so hat man diesen Hinweis zur richtigen Deutung der

Blüthe zu
sie auf ein
und nannt
Blüthen ha
weisen ko
wickelten
wo der S
Scheinach
[vergl. Be
Göttinge
conducto
den oft
letzteren
ziehen.
ist, auf
wachser
mässig
mit syr
nicht
aber b
dem A
mächti
ist; e
Vinca
»Stig
Sarr
meis
sind
zelle
ode
tum
erk
Fe
Po
bei
tie
du
bl
di
d
S

Täuschung die Zahl der Ovarien doppelt so gross erscheint, als sie in Wirklichkeit ist; diese Täuschung wird durch falsche Scheidewandbildung (Dissepimenta spuria) veranlasst. So bezeichnet man alle diejenigen Scheidewände, welche in apocarpen Ovarien auftreten, und solche im syncarpen Germen, welche nicht aus den eingeschlagenen Ovarialrändern hervorgehen. Im apocarpen Ovarium bilden sie sich aus dem Medianus oder der ihm gegenüberliegenden Placenta und lassen zwei mehr oder weniger vollständig getrennte Fächer entstehen, während an und für sich ein apocarpes Ovarium nur einfächerig sein darf. Interessant sind in dieser Beziehung die beiden grossen Gattungen *Astragalus* und *Oxytropis* unter den Papilionaceen, weil sie beide genannte Entstehungsarten der falschen Dissepimente zu Gattungscharakteren haben. In dem aus 2 Ovarien entstandenen syncarpen Germen der Cruciferen hat EICHLER [Flora 1865] die Bildung des für die Familie charakteristischen Dissepiments, welches sich als zartes Häutchen zwischen den beiden Placenten ausspannt, aus der Achse nachgewiesen; dasselbe tritt erst später mit den Placenten in Berührung; die durch diesen Charakter ausgezeichnete Frucht heisst hier Schote (Siliqua). Eine falsche Dissepimentbildung ganz eigenthümlicher Art findet bei Borraginaceen und Labiaten statt und hängt mit der schon vorhin erwähnten gynobasischen Stellung des Stylus zusammen; es theilt sich nämlich frühzeitig jedes der beiden Ovarien median in zwei gleiche Theile, welche vollständig getrennt und jeder mit nur je einer Samenknospe versehen auswachsen, so dass das ausgebildete Gynaeceum scheinbar aus vier apocarpen Ovarien besteht. Dies gab LINNÉ dazu Veranlassung, die Labiaten als erste Abtheilung seiner Kl. XIV »gymnosperm« zu nennen, was seltsamer Weise noch immer in gewissen neueren Floren nachgeahmt wird; denn da die vier Nüsschen kein Stigma auf der Spitze entwickeln, sondern in ihrem gemeinschaftlichen Centrum einen gemeinschaftlichen Stylus mit an der Spitze zweitheiligem Stigma zeigen, so wird man schon dadurch auf den durch die Entwicklungsgeschichte gelehrten Zusammenhang und ebenso von neuem auf die Wichtigkeit des einfachen Verhältnisses von Stigmatheilungen zu der Zahl der Ovarien aufmerksam. Doch muss auch noch nachträglich hinzugefügt werden, dass auch Stylus und Stigma bei manchen Gattungen insofern zweispaltig erscheinen, als die Zahl der von ihnen gebildeten Theilungen das Doppelte der Ovarien beträgt; dies ist z. B. der Fall bei *Drosera*, *Euphorbia* und *Begonia*.

Zahl der Samenknospen. — Von den Samenknospen ist für das Gynaeceum zunächst die Zahl wichtig; sterile Ovarien enthalten deren keine, bei den fertilen kann die Zahl zwischen 1 und ∞ schwanken, und dies muss zu mannigfachen Modificationen im Bau der Placenten und der Grösse des Germen führen. Es verdient hervorgehoben zu werden, dass diejenigen Ovarien, welche je eine Samenknospe führen, und noch mehr diejenigen syncarpen Germenbildungen, welche durch Abortus der übrigen überhaupt nur eine einzige Samenknospe enthalten (wie z. B. *Ceroxylon* in Figur 36 IV und *Statice* in Fig. 26 I), durch diese Einzahl in der Regel einen scharfen Charakter für die betreffenden Blüthen bieten, während die übrigen Zahlenverhältnisse, vielleicht abgesehen von der Zweizahl, von viel geringerer Bedeutung sind und starken Schwankungen unterworfen zu sein pflegen. — Berücksichtigt man dies und das früher Auseinandergesetzte, so kann man als Principien zur Eintheilung der verschiedenen Gynaeceumbildungen in den Phanerogamen folgendes Schema aus 12 Typen aufstellen:

Eintheilung der Gynaeceen.

A. Ovarien offen. (I). [Gymnospermen].

B. Ovarien geschlossen. [Angiospermen].
  a) Zahl der Ovarien 1.
    Samenknospe 1. (II).
    Samenknospen 2 — ∞.
      Germen einfächerig (III).
      Germen durch falsche Dissepimentbildung zweifächerig (IV).
  b) Zahl der Ovarien 2 — ∞.
    α. Ovarien apocarp.
      In jedem Ovarium 1 Samenknospe (V).
      In jedem Ovarium 2 — ∞ Samenknospen (VI).
    β. Ovarien syncarp; Germen einfächerig.
      Samenknospe 1. (VII).
      Samenknospen 2 — ∞.
        Placenten echt parietal (VIII).
        Placenten unvollständige Dissepimente bildend (IX).
        Placenten central, frei stehend (X).
    γ. Germen syncarp, durch vollständige Dissepimente mehrfächerig (XI).
    δ. Germen syncarp, durch falsche Dissepimentbildung in doppelte Fachzahl zerfallend. (XII).

Ausbildung der Samenzahl und des Pericarpiums. — Die einzelnen Typen haben eine fortlaufende Zahl erhalten, welche bei gedrängten systematischen Uebersichten an Stelle einer längeren Beschreibung des Gynaeceums Anwendung finden kann, sobald dieses Schema zu Grunde gelegt wird. —

Alles bisher vom Gynaeceum zur Blüthezeit Gesagte lässt sich mit einigen Bemerkungen unmittelbar auf die Frucht übertragen, welche aber aus dem Grunde noch viel mehr Charaktere zu zeigen pflegt, weil sie von dem gleichartigen Gynaeceum ausgehend noch verschiedene Umbildungen im Aeusseren erlitten haben kann, ausser den sich im Innern (Samenbau) vollziehenden und mit Nothwendigkeit zu erwartenden Veränderungen. Nichts geändert werden kann an der Placentation (resp. Stellung der Trophospermien) und der Zahl der Ovarien (resp. Carpelle), sofern letztere syncarp sind; von apocarpen Ovarien, deren Zahlenverhältnisse aber überhaupt nicht so constant und so wichtig zu sein pflegen, können natürlich einige, deren Samenknospen nicht befruchtet sind, verloren gehen, und ebenso kann sich in den übrigen, mit einer grösseren Samenknospenzahl versehenen Ovarien die Zahl der auswachsenden Samen verringern. In gewissen Fällen geht dieses Abortiren mehrerer Samenknospen bis auf eine zum Samen heranreifende mit so grosser Regelmässigkeit vor sich, dass sich daraus ein Charakter ableiten lässt; man hat daher diese »Fructus abortu monospermi« von den gewöhnlichen einsamigen Früchten, welche sich aus den Typen II, V und VII meiner Zusammenstellung ableiten, wohl zu unterscheiden. Als passende Beispiele dafür führe ich die einsamigen Früchte der Eiche und der meisten Palmen an.

Das Pericarpium der Früchte macht nun eigene Entwicklungen durch, die den Schutz der Samen auf der einen und die Ausstreuung derselben zur Keimung auf der anderen Seite zum Zweck haben. In vielen Fällen tritt dabei eine reichliche Bildung saftigen Fleisches ein, und es entstehen dadurch die Beeren (Baccae), welche sich aus jedem der genannten zwölf Typen entwickeln können und darnach ebenfalls als apocarpe, einfache oder zusammengesetzte, ein- oder mehrsamige u. s. w. unterschieden werden müssen; die Placentation ist aber in

saftigen Beeren oft nicht nur kaum zu erkennen, sondern vielfach sogar gestört. Die Epidermis der Beeren und die ursprüngliche Innenwand des Germens bestehen aus einer festeren Haut, die äussere derb cuticularisirt; es kann aber die innere Wandung einen sehr starken Verholzungsprozess erleiden und den (alsdann meistens nur in Einzahl vorhandenen) Samen dadurch mit einer steinharten Schale umkleiden; dieselbe nennt man alsdann Steinkern (Putamen), die ganze Frucht aber eine Steinfrucht (Drupa), bei der also das Pericarpium in drei verschiedene Schichten zerfällt: die äusserste (Exocarpium) lederartighäutig, die mittlere (Mesocarpium) dickfleischig, und die innerste (Endocarpium = Putamen) holzig. In mehrfächerigen Germenbildungen ist die vorige Bildung (für welche Kirsche und Pflaume als passende Beispiele dienen können) in der Regel dann modificirt, wenn jedes der Fächer seine eigene Samenknospe zum Samen heranreifen lässt; es müssen dann nämlich ebenso viele verschiedene, getrennte Steinkerne ausgebildet werden, als Fächer da sind und Samen heranreifen, weil Steinfrüchte nicht aufspringen und die Samen nicht ausstreuen können. Es entwickelt sich dann in der Regel das Exocarpium und Mesocarpium (als Fleischschicht auch Sarcocarpium genannt) um alle Steinkerne gemeinsam, das Putamen bildet sich aber aus der Innenwandung jedes Faches, dessen Zellen schon zur Blüthezeit einen eigenartigen Charakter angenommen haben und dicht gedrängt beisammen liegen (s. *Elaeis*, Fig. 39), um jeden Samen für sich aus, und so bietet die gereifte Frucht mehrere Steinkerne mit je einem eingeschlossenen Samen für sich und wird als Drupa polypyrena bezeichnet. Nur um Irrthum zu vermeiden, sei erwähnt, dass bei *Elaeis* sich aus den drei zuerst angelegten Endocarpien nur ein einziges, aus drei Stücken zusammengesetztes Putamen bildet, weil zwei der drei Samenknospen abortiren.

Nicht allein diese bisher genannten Pericarpien zeigen kein regelmässiges Aufspringen und entlassen ihre Embryonen durch Faulen der Fleischmasse resp. durch Perforationen in der Holzschicht des Putamens (Keimlöcher bei Palmen; *Cocos nucifera)*, sondern überhaupt die einsamigen Früchte, welche bei bedeutenderer Grösse und Holzbildung Nüsse genannt werden, bei geringeren Dimensionen, wo dann auch keine dickere Holzschichten im Pericarp gebildet zu sein pflegen, Achänien (Nüsschen); sind an Früchten dieser Art Flügelbildungen entwickelt, so hat man für diese den Ausdruck Samara eingeführt.

Es bleibt nun noch die Hauptmasse der mehrsamigen, nicht stark verholzenden und nicht fleischig werdenden Früchte übrig, welche zum Zweck der Dissemination aufspringen müssen. Für diese gelten zwei allgemeine Bezeichnungen: sind sie apocarp, oder besteht die ganze Frucht nur aus einem einzigen Carpell, so nennt man sie eine Balgkapsel (Folliculus), ist sie syncarp, eine Kapsel (Capsula); erstere entsprechen den Typen III, IV und VI, letztere den Typen VIII bis XII der oben gegebenen Tabelle.

Der Bau dieser trockenen Pericarpien ist von Kraus [Ueb. d. Bau trockn. Peric., Leipzig 1866] untersucht. Der Folliculus öffnet sich, da überhaupt die meisten Carpelle an den Trophospermien aufspringen, durch einen Längsriss an der dem Medianus gegenüber liegenden Seite; bei den Papilionaceen aber zerreisst auch der Medianus selbst in zwei Theile, so dass das einfache Carpell in zwei Hälften getheilt wird, deren jede nur an einem Rande Samen tragen kann, und diese Modification wird Legumen (Hülse) genannt. Die Dehiscenz bei den Kapseln ist, wie sich aus dem verschiedenen Bau derselben erwarten lässt, eine mannigfaltigere. Besonders muss man zwischen der suturalen (der in den Trophosper-

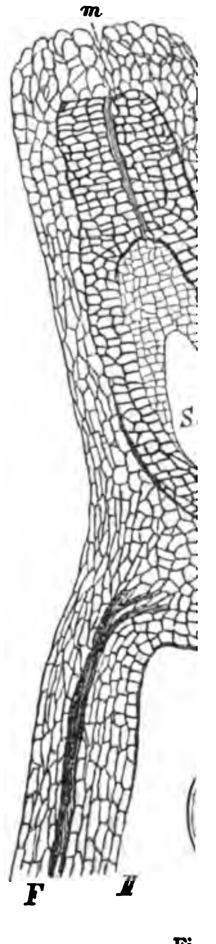
mien stattfindenden) und der dorsalen (im Medianus jedes Carpells) unterscheiden, wodurch ein Aufspringen in so viel Zähnen oder Klappen (Valvae) erfolgt, als das Pericarp Carpelle hat; bei der dorsalen Dehiscenz stehen natürlich die samentragenden Trophospermien auf der Mitte der Klappen. Ist nun die Kapsel eine gefächerte, so treten für dieselbe unter denselben Verhältnissen neue Bezeichnungen ein, indem hier der suturalen Dehiscenz eine septicide (d. h. eine die Dissepimente spaltende und in diesen vorgehende), der dorsalen aber eine loculicide (d. h. eine die Mitte jedes Faches spaltende) entspricht; die Centralplacente der gefächerten Kapsel zerfällt dabei in ebenso viele Stücke, als Klappen entstehen, oder bleibt als Mittelsäule (Columella genannt) frei stehen, wenn die Dissepimente sich zugleich von ihr ablösen. Ein dorsales und suturales Aufspringen zugleich erzeugt natürlich an den Kapseln die doppelte Zahl von Zähnen oder Klappen, als Carpelle vorhanden sind (viele Beispiele dafür bei gewissen Gattungen der Alsinaceen, *Cerastium!).* — Ausser dieser normalen, longitudinal an der Kapsel vor sich gehenden Dehiscenz kommt seltsamer Weise hier und da durch das Phanerogamenreich zerstreut auch eine transversale vor (z. B. bei *Anagallis, Hyoscyamus),* welche die Kapsel in einem Untertheil mit den Samen und einen als Deckel abgeworfenen Obertheil spaltet, ähnlich wie bei der Mooskapsel ein Deckel von der Büchse abgegliedert wird; diese Dehiscenz wird als D. circumscissa bezeichnet, und ausser ihr ist nur noch ein Aufspringen in kleinen Löchern oder Poren in der Mitte der einzelnen Carpelle (*Linaria* und Campanulaceen) als eine nicht so selten auftretende Dehiscenzart zu nennen. — Die Fruchtbildungen im Phanerogamenreich sind so ausserordentlich mannigfach, dass mit diesen wenigen Worten nur die Grundsätze angedeutet sind, nach denen die Behandlung derselben vorzugehen hat; die Einzelheiten sind der Morphologie und Systematik der einzelnen natürlichen Familien überlassen, ebenso die hier nicht erwähnten nur auf wenig zahlreiche Pflanzentypen anwendbaren Kunstausdrücke.

Scheinfrüchte (Fructus spurii oder anthocarpi) nennt man solche, bei denen eine Fleisch- oder Holzbildung, welche in den Carpellen eintreten kann, in nicht zum Gynaeceum gehörenden Parthieen der Blüthe erfolgt, besonders also im Torus. Ein passendes Beispiel dafür ist die sogen. Beere von *Fragaria:* die Fleischbildung ist hier einzig und allein vom Torus ausgegangen, auf dessen gewölbter Fläche die apocarpen Carpelle sich zu einsamigen Achaenien entwickeln. Nur der Fleischbildung wegen bezeichnet man daher dieses Gebilde als Beere, während bei einer echten Beere die Carpelle das Sarcocarpium liefern. —

Morphologie der Samenknospe. — Der letzte Punkt, der in der Morphologie des Gynaeceums eine hervorragende Bedeutung hat, ist die Form der Samenknospe und die aus ihr sich entwickelnde des Samens. Für beide haben wir die Grundlage in der Sexualitätslehre kennen gelernt mitsammt der Terminologie (Integumente, Micropyle, Nucleus, Sacculus embryonalis mit Inhalt in der Gemmula; Testa resp. Endopleura, Embryo, Endosperm und Perisperm im Samen). Aber es fehlt die im Einzelnen ausgeführte Formbeschreibung für beide, da uns damals hauptsächlich die Vorgänge im Embryosack interessirten.

Die Samenknospen werden an den Placenten durch stielartige, längere oder kürzere Eiträger, den Funiculus, getragen (Fig. 37, II u. III F: Fig. 38, F) durch den der Fibrovasalstrang eintritt; da, wo ersterer an das eigentliche Gewebe der Samenknospe anstösst (an den Nucleus), ist der Nabel (Hilum, Umbilicus); letzterer ist stets vorhanden auch an Samenknospen, deren Funiculus

kaum sichtbar ist (Fig. 37 I), und markirt sich am gereiften, durch einen rauhen Fleck auf dem Gewebe der Testa. Sitz ohne Funiculus mit breiter Basis auf, so pflegen auch mehre in sie von mehreren Seiten einzudringen (bei Palmen); aber a setzter Funiculus ausgebildet ist, durch den der Fibrovasals Nucleus gelangt, kann noch in den oberen Partieen der Inte ders der **Rhaphe** (s. unten) eine **Verästelung** desselben eintreten; so ist es Regel bei den Palmen, in deren Integumenten an der Grenzschicht gegen den Nucleus hin ein reiches Maschennetz von Nerven beobachtet wird, und dasselbe kann man an viel gewöhnlicherem Material, nämlich an den Kernen der Haselnüsse, beobachten, wo die Rapheäste rechts und links symmetrisch vertheilt im Bogen auf-, dann absteigen und gegen die einstige Micropyle hin convergiren.



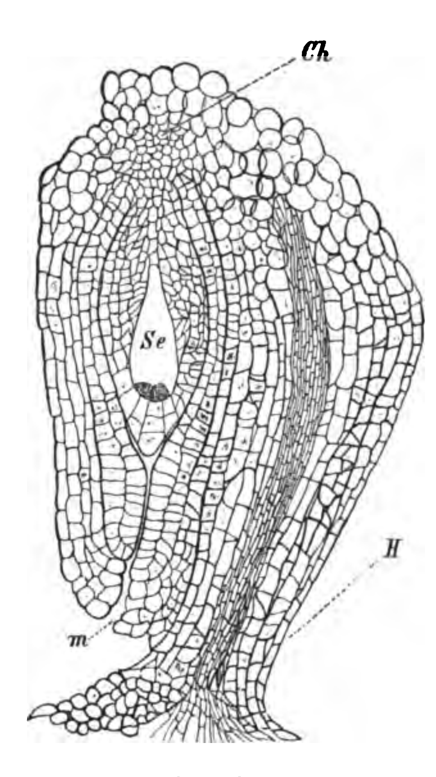
Fi

Samenknospe von C schnitten; II von *Phi* Längsschnitt; III vo durchscheinend geze sack, F der Funiculu und ie äusseres I vergr., nach WARMI Natur, III 50fa

Die Gesammtform der Samenknospe ist, wie ein Blick auf die Fig. 37—39 lehrt, meistens cylindrisch — eiförmig — kugelig; so wenigstens in der Regel; manche sind auch plattgedrückten Kegeln ähnlich, deren Breite die Höhe weit übertrifft (*Borassus*, Botan. Zeitg. 1877, Taf. V Fig 6 u. 7), andere dagegen langgestreckt und fast fadenförmig (z. B. *Narthecium*, Botan. Zeitg. 1879, Taf. VIII B, Fig 1 u. 2), und zwischen diesen Extremen liegen unzählige Mittelformen. Für eine genaue Definition der Gestalt sind aber andere Principien maassgebend.

In Fig. 37 I ist die einfachste Eiform im Längsschnitt dargestellt; der grosse Embryosack (vor der völligen Entwicklung gezeichnet und daher noch ohne Archegonien) nimmt in der unteren Partie die Mitte ein, die Integumente überdecken ihn regelmässig, bilden die »Pollenkammer« und Micropyle, um dieselbe eine Warze, und sind so allseitig symmetrisch gebaut, dass die ganze Samenknospe einem auf der Drehbank gedrechselten Körper vergleichbar ist. Ganz anders die Figuren 37 II und III; der Funiculus (der aus dem Grunde bei völlig fehlt, weil die Samenknospe direkt aus der Metam fieder hervorgeht) ist nicht in der Achse des Nucleus orie mit derselben in Fig. 37 II einen spitzen, in III fast einen es rückt daher das Hilum von der organischen Basis des N

es in Fig. 37 I mit ihr zusammenfällt. Stellen wir uns den Funiculus an seinem Ursprunge, wo er noch keine Biegungen macht, wie in Fig. III am Nucleus, gerade und senkrecht aufsteigend vor, so ist zwar die Samenknospenachse in I auch noch orthotrop, in II und III aber zunehmend plagiotrop und mit dieser Plagiotropie hat die allseitige Symmetrie aufgehört: die Samenknospe hat wie eine zygomorphe Blüthe nur eine Ebene, in welcher sie symmetrisch theilbar ist.



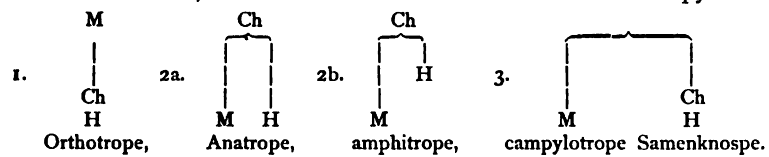
(B. 172.) Fig. 38.

Samenknospe von *Carludovica plicata*, Kl., im Längsschnitt mit der Camera lucida bei 220-facher Vergr. entworfen. F Funiculus mit Fibrovasalstrang, Ch Chalaza, m Micropyle, Se Embryosack, H Hilum.

Die zunehmende Plagiotropie ist in Fig. 38 zur umgekehrten Orthotropie gelangt, denn hier steigt der Funiculus senkrecht auf, die Achse des Nucleus dagegen senkrecht abwärts. Mit dem Funiculus ist aber die Veränderung eingetreten, dass eine lange Strecke von ihm, nämlich die zwischen H und Ch in der Figur, mit der ihm zugewendeten Seite des äusseren Integuments zu einem Ganzen verwachsen ist; diese verwachsene Strecke führt den Namen Rhaphe und dient als Charakteristicum für diese Art von Samenknospen, welche man in dieser völligen Umkehr der ursprünglich orthotrop gedachten Richtung anatrope Samenknospen genannt hat, während die in Fig. 37 I gezeichnete orthotrop, oder auch wegen der bei ihr fehlenden Krümmung atrop genannt wird. Die Krümmung der anatropen Samenknospen ist nicht nur Deutung, sie ist entwicklungsgeschichtlich; der Nucleus nimmt schon in dem sehr jugendlichen Gemmularhöcker eine sichelförmige Gestalt an, und aus dieser entwickelt sich dann durch Zunahme der Krümmung die vollständig umgewendete Richtung. Ueber die Entwicklungsgeschichte der Samenknospen liegen zahlreiche Untersuchungen, die ausführlichsten von Hofmeister und Warming, vor. — Die Stelle, an welcher die Raphe endigt und die Basis des Nucleus beginnt, wird Chalaza genannt (Ch in Fig. 38); sie ist nur selten besonders ausgezeichnet, dient aber zu einer leichten Definition der Formen der Samenknospe. Die Chalaza fällt in Fig. 37 I mit dem Hilum in dieselbe Achse und unmittelbar über dieselbe, sie ist in Fig. 37 II um ein kleines Bogenstück, in Fig. 37 III um die halbe und in Fig. 38 um die ganze Länge des Nucleus von dem Hilum fortgerückt; wir können daher alle Samenknospen in Fig. 37 II und III und Fig. 38 zu derselben Klasse rechnen (den orthotropen gegenüber, welche die allerseltensten sind), und sie nach der mehr oder weniger grossen Vollendung der Krümmung bezeichnen. Die Samenknospe Fig 37 III wird als »Gemmula refracta« bezeichnet; ihr bester Charakter aber liegt darin, dass vom Hilum (H) aus die eine Hälfte des Nucleus mit der Micropyle nach der einen, die andere

mit der Chalaza nach der anderen Seite gerichtet ist, und solche Samenknospen nennt man amphitrop (hemitrop, lycotrop).

Es giebt aber ausser der orthotropen und der mannigfaltige Formen enthaltenden Abtheilung von anatropen Samenknospen noch eine dritte Klasse, welche zwar wie letztere gekrümmt sind, aber sich durch den Mangel einer Raphe wesentlich von ihnen unterscheiden; dies sind die campylotropen Samenknospen. Die freie Centralplacenta Fig. 35 trägt solche in verschiedenen Stellungen und Ansichten; vom Hilum aus sind die Integumente und ebenso der Nucleus bilateral symmetrisch und so mit Bevorzugung einer Seite entwickelt, dass der Embryosack und die Micropyle tief gegen das Hilum hinabrücken; aber die Rückenseite dieser gekrümmten Samenknospe wird von dem äusseren Integument selbst und nicht von einem an dasselbe angewachsenen Stücke des Funiculus gebildet. Daher liegt die Chalaza auch hier über dem Hilum, wie bei den orthotropen Samenknospen, und man kann mit ihr und den übrigen fixen Punkten folgende einfache Schemata für die geschilderten Formen der Samenknospen bilden, wenn man mit H das Hilum, mit Ch die Chalaza und mit M die Micropyle bezeichnet:



Orthotrope, Anatrope, amphitrope, campylotrope Samenknospe.

Unter den unendlich verschiedenen Modificationen, die nun dem eben auseinandergesetzten Schema folgend die Samenknospen in den verschiedenen Gruppen des Phanerogamenreichs ausbilden, und unter denen am mannigfaltigsten der Typus 2a und 2b ausgebildet ist, ist wol keine Form so abweichend als die gewisser Palmen, bei denen es schwer hält, die den Samenknospen der übrigen Phanerogamen entsprechenden Gebilde herauszufinden.

Am auffälligsten tritt dies bei den Cocoineen hervor, von deren einer Fig. 39 die Analyse giebt. Schon Fig. 36 von einer anderen Palme zeigt die massige Fleischentwicklung im Germen, dessen Fächer so eng sind, dass die einzelnen darin befestigten Samenknospen (von der hemianatropen Form, Fig. 36 II und III) den im Fach freigelassenen Raum fast völlig ausfüllen. Bei den Cocoineen wie Fig. 39 ist aber das Fach so klein entwickelt, dass die Samenknospe überhaupt völlig in das Endocarpium eingebettet ist und sich von dessen Gewebe nur

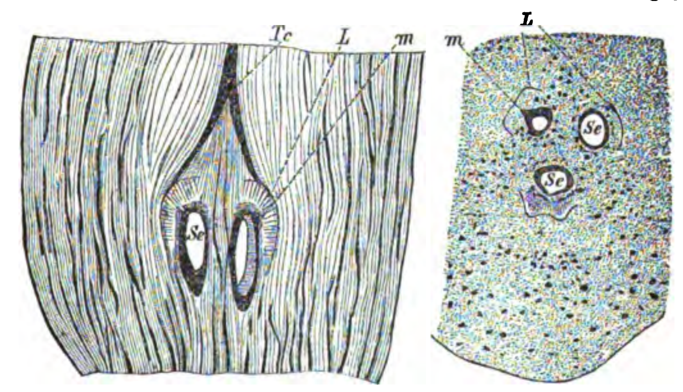


Fig. 39. (B. 173.)

Stücke aus dem Germen von *Elaeis guineensis* L. mit den Samenknospen; I Längs- und II Querschnitt, von letzterem das Centrum und ein Theil der fleischigen Aussenwandung. Se die Embryosäcke der Samenknospen, m die Micropyle; Tc die Tela conductoria, L die kaum in Spur vorhandenen Fächer im Germen. Zahlreiche Fibrovasalstränge in beiden Schnitten. (7fach vergr. und mit der Camera lucida entworfen.)

durch andere Zellstructur und durch eine schmale Sichel (L), welche von dem Fach allein übrig geblieben ist, abhebt; in diese Sichel leitet die Tela conductoria hinein, und der Pollenschlauch hat von da aus die Integumentzellen zu durchwachsen, da eine Micropyle wol angedeutet, aber nicht als Kanal ausgeprägt ist. Auf dem Querschnitte erblickt man daher bei diesen Pflanzen als einzige Lücken im Gewebe nicht die Samenknospen bergenden Hohlräume der Fächer, sondern die drei grossen, mit wässerigem Inhalt erfüllten Embryosäcke, und das Gewebe der Samenknospen grenzt gegen das Gewebe der Centralplacenta, mit dem sie in innigster Verschmelzung stehen, nur durch einen Kranz fester Fibrovasalstränge ab, deren Zahl in allen diesen Fällen eine ausserordentlich grosse ist.

Orientirung der Samenknospe im Germen. — Wir sind hiermit von der Form der Samenknospe zu ihrer Befestigung im Germen zurückgekommen und haben da noch einige unterscheidende Merkmale ins Auge zu fassen, welche für gewisse Gynaeceen Bedeutung haben, für viele andere wieder nicht. Es handelt sich nämlich um die Orientirung der Samenknospe gegen die Achse, und von dieser kann überhaupt nur dann die Rede sein, wenn sie nicht aus der Placentation sich von selbst ergiebt, oder wenn nicht wegen der übermässig grossen Zahl von Samenknospen an den Placenten eine willkürliche und variable Stellung derselben eintritt.

Orthotrope Samenknospen stehen immer aufrecht und schliessen meistens die Blüthenachse ab; nicht aber sind alle auf der Blüthenachse als Placenta inserirten und aufrechten Samenknospen orthotrop, sondern auch vielfach anatrop oder seltener campylotrop. Ist die Samenknospe als einzelne an einer kurzen Placenta inserirt, welche sich kaum aus dem Grunde des Germens erhebt, so führt sie die Bezeichnung »Gemmula adscendens«; eine genau central herabhängende Samenknospe soll nach Jussieu [l. c. pag. 419] als G. inversa, eine an der seitlichen Placenta herabhängende dagegen als G. pendula bezeichnet werden. Endlich ist noch von Wichtigkeit in gefächerten und mit Centralplacenta versehenen Gynaeceen die Richtung der Mikropyle anatroper und campylotroper Samenknospen gegen die Achse (gegen die Centralplacenta) hin; wendet sich dieselbe der Achse zu, so ist die Samenknospe invers, im entgegengesetzten Falle (wo die Rhaphe oder der Rücken der Achse zugewendet ist) dagegen avers.

Für die beiden letzteren Bezeichnungen existiren noch die von manchen Autoren angewendeten Ausdrücke epitrop und apotrop. Obgleich dieselben ebenso schön klingend als bezeichnend sind, so halte ich es für besser, sie mit ersteren zu vertauschen, damit nicht die Gefahr einer Verwechslung mit den ähnlichen Bezeichnungen anatrop etc. entstehe, die die Form der Samenknospe und nicht ihre Orientirung bestimmen sollen.

Morphologischer Werth der Samenknospe. — Es ist nun noch übrig, mit wenig Worten der vielfach in der heutigen Morphologie besprochenen Frage nach dem Range der Samenknospe zu gedenken, deren Beantwortung natürlich in direkter Abhängigkeit von der Meinung über den morphologischen Rang des Germens überhaupt und namentlich der Placenten steht. In dieser Frage sind drei Beantwortungen überhaupt gegeben: 1. Die Samenknospe steht immer im Range einer Blattsprossung; 2. sie hat immer den Werth einer Knospe; 3. sie schwankt in ihrem Werthe innerhalb der natürlichen Familien der Phanerogamen, hat bald den Werth eines Cauloms, bald den eines ganzen Phylloms, bald den einer Blattfieder oder gar den eines Zähnchens am Ovarium. Jede der beiden ersten An-

sichten hatte ihre gewissen beweiskräftigen Fälle für sich und suchte die ihr entgegenstehenden nach eigener Methode umzudeuten; die dritte Ansicht trat vermittelnd auf, indem sie die consequente Durchführung einer der beiden vorigen verwarf und nun zu der jedes Mal leichtesten und von selbst sich ergebenden Erklärung griff. So waren die terminalen atropen und die übrigen den Torus direkt abschliessenden Samenknospen die Caulome, umringt — aber nicht hervorgebracht — von dem Ovarialcyklus; die Samenknospen der freien Centralplacenten (wie Fig. 35, besonders aber die spiralig gestellten der Primulaceen) waren nach ihr ganze Blätter, die an parietalen Placenten stehenden waren die Blattzipfelchen der Ovarien; superponirte Samenknospen (dem Medianus der Ovarien gegenüberstehende) waren axilläre Caulome in den Achseln der Ovarien. Mit Anführung dieser Beispiele sind zugleich die wichtigsten Stützen für die erste und zweite Ansicht genannt worden, die ausserdem von der Voraussetzung ausgingen, dass der morphologische Werth der Samenknospe — aus mancherlei Gründen — ein einheitlicher im Phanerogamenreich sein müsse. — Zur Erledigung dieser Streitfrage wurden besonders drei Methoden in Anwendung gebracht: Die Blüthen-Antholysen, die Entwicklungsgeschichte der Samenknospe (und der Placenten), und die allgemeine Vergleichung heterogener Erscheinungen im Auftreten der Samenknospen unter Vermittlung der überall im Pflanzenreich sich findenden Zwischenformen. — Beobachtungen an vergrünten Blüthen (Antholysen) haben ein ausserordentlich reiches Material in dieser Fragestellung geliefert, und sehr viele Familien haben dadurch Erweiterungen in der Kentniss ihres Blüthenbaues erfahren, dass man nach sterilen Blüthen suchte, in denen die sogenannte Metamorphose der Sexualorgane rückwärts gegangen war, und Staminen wie Ovarien sich als verzerrte Blättchen, oft mit Anhängseln von der Form ihrer normalen Functionseinrichtungen, zeigten. Eine grosse Zahl von solchen, zum Theil sehr interessanten Fällen ist von Cramer [Bildungsabweichungen bei einigen wichtigeren Pflanzenfamilien etc., Zürich 1864] geschildert; viele Specialarbeiten hat Celakovsky hierüber geliefert und allgemeine Untersuchungen darüber angestellt (Ueber d. morph. Bedeutung d. Samenknospen, Flora 1874; Vergl. Darstellung der Placenten in den Fruchtknoten der Phanerogamen, Akten der Kgl. böhm. Ges. d. Wiss. 1876 etc.); Peyritsch betheiligte sich ihm gegenüber an denselben Untersuchungen, und an den besonders in Frage gezogenen Familien der Primulaceen und Abietineen sind neuerdings neue specielle Beobachtungen von Masters [Transactions of the Linn. Soc., London, 2 ser., Bot. vol. I pag. 285] und Stenzel [Beobachtungen an durchwachsenen Fichtenzapfen; Nova Acta d. Leop.-Carol. Akad., v. XXXVIII. No. 3, 1876] angestellt. Namentlich die letzteren sind insofern von Wichtigkeit, als aus ihnen hervorging, dass die Zapfen der Coniferen als Inflorescenz aufzufassen seien, dass die in der Achsel der kleinen Schuppenblätter stehenden »Fruchtschuppen«, auf deren Oberseite die Samenknospen frei angeheftet sind, blattartiger Natur und zu deuten sind als die beiden ersten Blätter einer sonst verkümmernden Knospe, die axillär zum Deckblatt steht. Damit ist denn auch für die Coniferen der blattbürtige Ursprung der Samenknospen bewiesen, sobald man diese der Teratologie entlehnten Beobachtungen unbedenklich auf das normale Verhalten derselben Pflanzen und als darüber Aufschluss gebend übertragen darf. Von ganz besonderem Interesse erscheinen übrigens teratologische Beobachtungen an zu Ovarien theilweise umgestalteten Staminen, wie sie von v. Mohl in seinen »Vermischten Schriften«, und von Engler in seinen »Beiträgen zur Antherenbildung« [Pringsheim's Jahrbücher f. wiss. Bot., v. X., Tfl. 24] niedergelegt sind; denn hier

tritt die Bildung von Samenknospen an viel leichter zu deutenden Gebilden in völliger Klarheit auf und lässt sich schrittweise vorwärts verfolgen, wie die vergrünten Blüthen die schrittweise vorgehende Rückwärtsbildung zeigen.

Dennoch blieben die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen, welche die Caulomnatur der terminalen Samenknospen beweisen sollten, durch diese klaren Deutungen unerschüttert, bis dieselben von WARMING [de l'Ovule; Annales d. Sciences nat., 6. sér, Bot. Tome V] nicht allein wiederholt und modificirt, sondern besonders im Lichte der von CELAKOVSKY verfochtenen phylogenetischen Methode betrachtet und darnach umgedeutet wurden. Die letztere Methode aber geht darauf aus, die Samenknospen auf die Sporangien der Kryptogamen zurückzuführen in einer schon oben (S. 691) besprochenen Weise, und es ist klar, dass diese Zurückführung nur dann von Werth ist, wenn für das gleiche Organ der gleiche Ursprung angenommen wird; da aber die Sporangien der Gefäss-Kryptogamen blattbürtig sind (ich abstrahire von dem zweifelhaften Verhalten der Lycopodiaceen), so würde es darnach nicht zuzugeben sein, dass die Samenknospen der Phanerogamen den Werth von Knospen haben. Wenn ich daher den Namen »Samenknospe« hier stets für die eientwickelnden Gebilde angewendet habe, so soll damit nichts über die Caulom-Natur derselben behauptet sein; es ist nur ein Name, der bedeuten soll, dass die Gebilde der Jugendzustand des Samens sind. — Der Grund, welcher CELAKOVSKY und WARMING dazu dient, den terminalen Samenknospen gleichfalls nicht den Rang von Caulomen zuzusprechen, ist der, dass die Stellung eines Organes nicht zum absoluten Maassstabe seiner morphologischen Deutung genommen werden soll; mit der Stellung hängt aber seine Anatomie und Entwicklungsweise innig zusammen. Die terminalen Samenknospen werden daher entsprechend den terminalen Staminen gedeutet, denen ich auch nicht den Rang von Caulomen zuertheile; auch ist der von SCHWENDENER bei anderer Gelegenheit betonte Grund hier gleichfalls hervorzuheben, dass man in der Blüthe schon aus dem Grunde andere Stellungsverhältnisse und Entwicklungsweisen erwarten dürfe, weil der Abschluss der Achse zu Modificationen führen müsse, die der vegetativen Region fremd seien. —

Umwandlung der Samenknospe zu Samen. — Es sind nun schliesslich noch die Formbezeichnungen der Samen zu erklären, welche sich aus der Terminologie der Samenknospe herleiten. Schon bei der Sexualitätslehre ist der wichtigsten Veränderungen und der dadurch herbeigeführten Namensveränderungen gedacht. Die beiden Integumente, welche in der Samenknospe einander sehr conform gebildet zu sein pflegen, wachsen im Samen oft verschieden aus, so dass das äussere sich oft zu einem netzartig gerippten Sacke ausbildende) als Testa von dem inneren, der Endopleura, unterschieden wird. Ausserdem treten um die Testa als Hypertrophien des äusseren Teguments, welche vom Hilum ausgehen, noch neue Umhüllungen auf, die als Samenmantel (Arillus) von gewissen Hypertrophien der Placenta an der Stelle, wo der Funiculus ansitzt, unterschieden werden müssen; letztere werden als Strophiola oder Caruncula bezeichnet, doch ist es neuerdings nach BAILLON zweifelhaft geworden, ob sie im Wesen wirklich von ersteren verschieden sind.

Das Perisperm sowol als namentlich das Endosperm hat als Reservestoffe namentlich Stärkemehl, Proteïnkörner und Oel; nach PFEFFER soll keiner der genannten Bestandtheile ganz ausschliesslich in einem Samen (sogar abgesehen vom Embryo selbst) vorkommen; doch prävalirt gewöhnlich einer derselben so, dass die Systematik, welche davon Anwendung zur Charakterisirung gemacht hat, das

Endosperm als mehlig, eiweisshaltig und ölig (E. farinosum, albuminosum, oleosum) unterscheidet.

Hier ist ein Missbrauch der Terminologie zu erwähnen, der bei Anwendung des Wortes Albumen geschieht. Das Albumen ist ein physiologisch-chemischer Begriff, der nicht für morphologische Bezeichnungen angewendet werden soll; dennoch ist dies mit Bevorzugung dieses Wortes vor dem richtig gebildeten Ausdruck »Endosperm« geschehen, so dass man sogar solche »Contradictio in adjecto« antrifft wie »Albumen farinosum« an Stelle von »Endospermium farinosum. Man mag zugeben, der Kürze wegen den Ausdruck »Endospermium albuminosum« in Albumen, Sameneiweiss, zusammen zu ziehen; aber es muss mit dem Bewusstsein geschehen, dass es nur eine Abkürzung ist. — Das »Albumen« wird dann gewöhnlich seiner Härte und inneren Structur nach als mucilaginosum, carnosum, corneum, osseum und eburneum unterschieden; letzteres ist das bekannte Endosperm von *Phytelephas* und von anderen Palmen. — Zuweilen dringt die Testa oder Endopleura mit dünnen Lamellen strahlen- oder nadelartig zwischen das Endosperm ein: letzteres heisst alsdann ruminirt.

Bekanntlich ist die Ausbildung der Embryonen im reifenden und gereiften Samen insofern sehr verschieden, als das Endosperm bei vielen schon während der Reifung vollständig von dem auswachsenden Embryo aufgezehrt wird, so dass der Same kein Endosperm mehr enthält und der ausgewachsene Embryosack nur den Embryo selbst einschliesst, während hingegen bei anderen der Embryo sich unvollkommen ausbildet, bei einer dritten Gruppe aber auf so geringen Theilungen stehen bleibt, dass man an ihm eine Differenzirung von Achse und Blatt nebst Hauptwurzel noch durchaus nicht bemerken kann, und er einer Zellkugel gleicht (vergl. Fig. 20). Obgleich zwischen der niedersten Ausbildung (der Embryo von *Orobanche* ist noch viel ausgebildeter als z. B. der von Orchideen und *Monotropa)* und der höchsten eine ganz allmähliche Verbindung herzustellen ist, so dass eine scharfe Formbezeichnung durchaus unmöglich erscheint, so hat doch die beschreibende Botanik zunächst wenigstens drei Hauptklassen aus den Embryonen gebildet, um sich kurzer Ausdrücke bedienen zu können:

Die höchste Entwicklungsstufe, wo der Embryo mit gegliederter Achse und Cotyledonen den Samen allein erfüllt, nennt man E. macroblastus (oder evolutus, phylloblastus, macropodus in verschiedenen Modificationen bei Mono- und Dicotyledonen), wie er in Fig. 40 II dargestellt ist; die zweite Entwicklungsstufe ist diejenige, wo der in Achse und Cotyledonen gegliederte Embryo noch von reichlichem Endosperm umgeben im Samen liegt (Fig. 40 I, III und IV), und heisst E. microblastus; die niedrigste (in Fig. 20 dargestellte) Stufe ist der E. indivisus. Die unentwickelten Embryonen fahren bei der Keimung in der Entwicklung fort, welche die entwickelten schon während der Samenreife durchlaufen haben; daher kommt es, dass die Ausbildungshöhe derselben für die natürliche

Fig. 40. (B. 174.)

Samen und Embryonen; I von *Drosophyllum lusitanicum*, Lk.; II. Embryo von *Patagonula americana*, L., rechts daneben einer der Cotyledonen auseinandergefaltet; III. von *Schizocodon soldanelloïdes*, Sieb. und Zucc., A vom Hilum aus gesehen, B im Längsschnitt (median); IV. von *Euphrasia officinalis*, L. — E Embryo, r dessen Radicula, c Cotyledonen; T Testa, En Endopleura, en Endosperm, h Hilum, m die frühere Mikropyle der Samenknospe.

Systematik durchaus nicht jenen Werth haben kann, als man es vielleicht aus Rücksicht auf natürliche Gruppenbildung im Thierreich glauben könnte. —

Da jedes Mal die Radicula des Embryos der Stelle im Samen zugewendet liegt, welche in der Samenknospe von der Mikropyle eingenommen wurde, und da ferner das Hilum am Samen mit Leichtigkeit zu erkennen ist, so hat man die Möglichkeit, aus der Lage des Embryos (resp. aus dessen Radicula) und des Hilum die einstige Gestalt der Samenknospe stets sicher wieder zu erkennen, sobald nicht während der Samenreife eine Aenderung der Wachsthumsrichtung in der Achse des Samens eingetreten ist. So erkennt man in den Samen Fig. 40 I, III und IV die anatropen Samenknospen wieder; der frei aus dem Samen präparirte Embryo allein ist natürlich nicht zur Erkennung genügend. Die Achse des Embryos ist gerade oder gekrümmt, letzteres am regelmässigsten dann, wenn er aus der campylotropen Samenknospe entstanden ist; dort liegt er gewöhnlich peripherisch an der Testa und hat das Endosperm von sich umschlossen. Der gerade Embryo hat, in der orthotropen Samenknospe entwickelt, seine Radicula gegen die Spitze hin gewendet und wird daher als antitrop bezeichnet, während er in der vollständig anatropen Samenknospe mit den Cotyledonen aufwärts gerichtet ist, also eine Richtung hat wie der aufsteigende Funiculus und die ursprüngliche Wachsthumsrichtung der Samenknospe (s. Fig. 40 IV), weshalb er hier homotrop genannt wird; in den amphitropen Samen wird er gleichfalls amphitrop (vergl. Fig. 40 III B.). — Da nun die Samenknospen aller Formen aufrecht oder horizontal oder hängend sein können, so kommt nun noch für die Embryonen die Bezeichnung »Radicula supera, infera, horizontalis« hinzu, um über Lage und Gestalt des Samens vollständig Aufschluss zu geben.

Eine aufrechte orthotrope Samenknospe erzeugt eine Radicula supera und einen Embryo antitropus, eine aufrechte anatrope dagegen eine Radicula infera und Embryo homotropus, eine hängende anatrope eine Radicula supera und Embryo homotropus, eine horizontal entspringende amphitrope Samenknospe eine Radicula supera und einen Embryo amphitropus, u. s. w.

Die Ausbildung der Cotyledonen ist meist eine fleischige; nur seltener zeigen sie eine den Laubblättern entsprechende Entwicklung wie in Fig. 40 II, wo sie strahlig gefaltet und gelappt sind. Sie können flach und aufrecht oder zu der Radicula herabgeschlagen, um die Achse des Embryo herumgerollt oder in sich eingerollt sein, lauter für die Familienbeschreibung wichtige Modificationen.

Der wichtigste Unterschied, den die entwickelten Embryonen zu erkennen geben, betrifft die Anordnung ihrer Cotyledonen, zumal das Weiterwachsen der blattentwickelnden Achse bei der Keimung; dieser Unterschied hat zu der Eintheilung der Phanerogamen in Mono- und Dicotyledonen geführt, und es mag nun dem systematischen Theile überlassen bleiben, die Unterschiede beider genauer auseinander zu setzen. Zwar sind bei ersteren meistens die Cotyledonen thatsächlich äusserlich auf eins reducirt, welches stengelumfassend die Hauptachse mitsammt den später sich entwickelnden Blättern einhüllt, während die meisten Dicotyledonen zwei Keimblätter, und die Gymnospermen deren zwei oder einen vielzähligen Cyklus entwickeln; aber nicht die Zahl der Cotyledonen ist das wichtige dabei, sondern ihre Anordnung, welche bei Dicotyledonen auch dann constant bleibt, wenn durch Abortus eines Cotyledons der Schein einer Monocotyledone erregt werden könnte. Auch kommen sowol bei Mono- als Dicotyledonen höhere Zahlen vor, z. B. bei der *Aracee Cryptocoryne ciliata*, und bei *Myriophyllum*.

Es ist in neuester Zeit die vergleichende Anatomie der Embryonen und ihre

Entwicklungsgeschichte ausführlich studirt worden und hat zu einer guten Kenntniss derselben geführt, nachdem zuerst HOFMEISTER [Entstehung d. Embryos der Phanerogamen, Leipz. 1849, und Neue Beiträge etc., Leipz. 1859—1861], und dann HANSTEIN [Entwicklung d. Keimes der Monocotylen und Dicotylen, Bonn 1870] die Grundlage dazu gegeben und für beide Pflanzenklassen einen Typus aufgestellt hatte. Von letzterem sind durch die Arbeiten von FLEISCHER [Flora 1878] und besonders von HEGELMAIER [Vergleichende Untersuchungen üb. Entw. dicotyledoner Keime mit Berücksichtigung der pseudo-monocotyledonen, Stuttgart 1878; und Entwicklungsgesch. monocotyler Keime nebst Bem. üb. d. Bildung der Samendeckel; Bot. Ztg. 1874, pag. 631 ff.] allerdings Abweichungen constatirt, und besonders ist dadurch erwiesen, dass die Entwicklungsweise der Embryonen nicht von constantem Charakter für viele natürliche Gruppen der Phanerogamen ist, für die man daraus einen solchen hatte herleiten wollen. Im Gegentheil erscheint die innere Gliederung der Embryonen sehr mannigfaltig in sogar nahe verwandten Familien, und zeigt willkürliche Verhältnisse, welche noch nicht auf bestimmte Principien zurückzuführen sind. —

Mit dem physiologischen Akte der Keimung gehen nun wiederum die morphologischen Veränderungen vor sich, die zum Ausgangspunkte unserer Betrachtungen gemacht wurden; die Cotyledonen treten frei heraus, oder sie bleiben in der Testa stecken und lassen den Cauliculus zwischen sich durchtreten (Fig. 1), der nun als Hauptachse der neuen Pflanze seine eigene Entwicklung einschlägt.

Schlussbetrachtung.

Versuchen wir es nun, nach Behandlung aller im Phanerogamenreich auftretenden wichtigeren Einzelheiten zu einem Urtheil über die Leistungsfähigkeit der morphologischen Betrachtung zu gelangen, die in der Einleitung (pag. 571) als einer der vier Hauptgesichtspunkte botanischer Untersuchungen, und als den drei übrigen gleichberechtigt genannt wurde.

Es wird dem Leser oft sehr unwillkommen aufgefallen sein, dass den entwickelten Gesetzmässigkeiten im Aufbau der Phanerogamen so sehr viele Ausnahmen hinzuzufügen waren; hätte dieser Abhandlung die Absicht zu Grunde gelegen, den Aufbau sowol der Phanero- als Kryptogamen nach morphologischen Regeln zu gliedern und zusammenzufassen, so würde die Gesetzmässigkeit noch weit mehr hinter der Zahl der Ausnahmefälle zurückgetreten sein. Es vermehren sich die letzteren überhaupt um so mehr, je grösser der Kreis der in die vergleichende Betrachtung gezogenen Pflanzen wird, so dass bei einer Generalbetrachtung des gesammten Pflanzenreichs sich keine allgemein gültige Regel mehr für die Wachsthumsweise aller Pflanzen angeben lässt. Dadurch erwächst der Morphologie die schwierige Aufgabe, vorsichtig die Mitte zu halten zwischen aufzählender Beschreibung und einer zu weit gehenden Abstraction.

Denn die Beschreibung des Aufbaues einer einzigen Pflanze ist an sich ebenso einfach als werthlos; sie verlangt nur eine getreue Beobachtung, erhält aber erst durch die Vergleichung mit anderen Pflanzen einen wissenschaftlichen Werth. Die morphologische Betrachtungsweise des gesammten Pflanzenreichs entdeckt in demselben verschiedene Grade von Aehnlichkeiten; diese Entdeckungen nimmt aber die Systematik für sich in Anspruch und bildet aus ihnen

ihre natürlichen Gruppen nach Principien, welche in der Abhandlung über die »Systematik der Phanerogamen« im Anschlusse an deren Morphologie besprochen werden sollen. — So arbeitet die comparative Morphologie gerade auf dem allein nützlichen Wege der Systematik in die Hände und bekommt von letzterer die Gruppen des Pflanzenreichs fertig gebildet zurück, mit der Aufgabe, die Gesetze des Aufbaues für diese Gruppen zu entwickeln. Dieser Aufbau ist aber in der Regel für alle Gruppen nur in einem Punkte gleichartig (z. B. für die Phanerogamen nur in der Art und Weise der Reproduction), in allen anderen dagegen ungleichartig. Die Morphologie hat sich lange Zeit bemüht, wenigstens bei den Phanerogamen auch die Gesetzmässigkeit aller dahin zu rechnenden Pflanzen in Bezug auf einige wichtige andere Punkte zu beweisen, und daher rühren die Versuche, welche gemacht wurden, Einheit in die Blattstellungen, in die Zweigstellung in den Blattachseln u s. w., mit und ohne Zuhülfenahme der Anatomie, zu bringen. Es ist wol an der Zeit, die Fruchtlosigkeit dieser Einheitsbestrebungen einzugestehen; die in dieser Abhandlung als Hauptregeln hingestellten Gestalt-bestimmenden Wachsthumsmodalitäten sind eben nur für die grössere Masse der Phanerogamen gültig; die betreffenden Ausnahmen sind an Ort und Stelle hinzugefügt.

Dass sich überhaupt noch eine grosse Anzahl von Gesetzen aufstellen liessen, von denen nur wenige Phanerogamen Ausnahmen aufzuweisen haben, hat wol darin seinen Grund, dass die Hauptmenge der ersteren auf der Erde unter annähernd einheitlichen, besser gesagt unter nur graduell verschiedenen Wachsthumsbedingungen lebt. Sobald dies aber mit dieser und jener Pflanze nicht der Fall ist, sehen wir sogleich meistens bedeutende Gestaltveränderungen oder, um uns eines kurzen, wenngleich nicht wirklich richtigen Ausdruckes zu bedienen, »Ungesetzmässigkeiten« in ihr auftreten, wie z. B. bei der Gestaltung vieler Parasiten.

Dadurch zeigt sich die Unselbständigkeit der morphologischen Betrachtungsweise an sich. Die natürliche Verwandtschaft (die Abstammung) und die äusseren Lebensbedingungen bestimmen das Aussehen, die Gliederungs- und Wachsthumsweise aller Pflanzen; die morphologische Betrachtung abstrahirt nur von dem ihr im abgesteckten Rahmen Zuertheilten.

Die Beziehungen zwischen Morphologie und Systematik sind an sich so klar, dass sie nie übersehen sind und stets in der Wissenschaft Anwendung gefunden haben; aber erst jetzt betritt die Wissenschaft das dunkle Zusammenhangsgebiet zwischen Morphologie und Physiologie, die Mechanik des Wachsthums, wodurch auch das Maass der Einwirkungsfähigkeit äusserer Agentien auf die Pflanzengestalt festgestellt werden kann. Die Erforschung dieses Gebietes wird die Wissenschaftlichkeit und Bedeutung der Morphologie sichern; durch sie wird dieselbe den einheitlichen Charakter wieder erhalten, der bei der blossen Abstraction von Regeln nicht durchführbar ist. Denn alsdann werden die scheinbaren Ausnahmefälle als Ausflüsse einer höheren und jetzt noch nicht geordnet darstellbaren Gesetzmässigkeit erscheinen und werden aufhören, als Ausnahmen zu gelten.

Register der Holzschnitte.

(Die erste Ziffer giebt die Seitenzahl, die in () stehende die Nummer der Figur an.)

Namen- und Sach-Register.

Breslau, Eduard Trewendts Buchdruckerei (Setzerinnenschule).

SCHENK c.1
Handbuch der botanik.
vol. 1, 1879

DATE	ISSUED TO

Return this book on or before the last
date stamped below

Library Bureau Cat. no. 1174